# Autotomie und Regeneration

bei

Ephemeridenlarven (Chloeon diptérum)

und

Wasserspinnen (Argyroneta aquatica).

---

## Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät der Universität zu Marburg

vorgelegt von

Sally Oppenheim
approb. Zahnarzt aus Rhina.

---

Marburg 1913.

---

Von der Philosophischen Fakultät der Universität Marburg
angenommen am 24. Juli 1912.
Berichterstatter: Herr Geh. Regierungsrat Prof. Dr. E. Korschelt.

# Autotomie und Regeneration

bei

Ephemeridenlarven (Chloeon dipterum)

und

Wasserspinnen (Argyroneta aquatica)

---

## Inaugural-Dissertation

zur

**Erlangung der Doktorwürde**

der

**Hohen philosophischen Fakultät der Universität zu Marburg**

ACAD. LIBRARY BIBL.

vorgelegt von

Sally Oppenheim
approb. Zahnarzt aus Rhina.

---

**Marburg 1913.**

---

Akzidenzdruckerei Rudolf Bamberger, Fulda.
1913.

Von der Philosophischen Fakultät der Universität Marburg
angenommen am 24. Juli 1912.
Berichterstatter: Herr Geh. Regierungsrat Prof. Dr. E. Korschelt.

MEINEN LIEBEN ELTERN

IN DANKBARKEIT
GEWIDMET.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556031_0083

# Einleitung.

Im Anschluß an die Beobachtungen Paul Friedrichs an Wasserspinnen (Argyroneta aquatica) sowie die Hübners an Ephemeridenlarven (Chloeon Dipterum) unternahm ich es im Herbste des Jahres 1907 die Versuche an diesen beiden Objekten fortzusetzen. Die Chloeonlarven leben im Gegensatz zum entwickelten Imago im Wasser. Sie sind flügellos; es treten jedoch nach einer Anzahl von Häutungen die sogenannten Flügelscheiden hervor, in denen die Imagoflügel wie in Futterale eingeschlossen, zur Entwickelung gelangen. Besonders charakteristisch für diese Larven sind die drei langen, mit Härchen besetzten Schwanzfäden sowie die Trachealkiemen, die in den ersten sechs Abdominalsegmenten paarig, im siebten in der Einzahl auftreten. Die Larven machen nach meinen Beobachtungen acht bis zehn Häutungen durch, die sich etwa auf die Dauer eines Jahres verteilen. Irgend welchen Schaden nahmen die Tiere bei diesen Häutungen nicht. Dieselben gehen sehr rasch vor sich; so momentan, daß es mir nicht möglich war, ihre physiologischen Bedingungen näher zu studieren. Die Tiere häuteten sich in jeder Lage, einerlei, ob sie sich am Boden des Gefässes oder an seinen Glaswänden oder an irgend welchen Stützpunkten wie Wasserpflanzen u. s. w. oder auch frei im Wasser schwimmend befanden. Vor der letzten Häutung begeben sich jedoch die Larven stets an die Oberfläche des Wassers, die Haut des Brustschilds platzt und die Ephemer steigt, um mit Degeer zu reden, wie eine Schnake daraus hervor. Zwar muß ich die Beobachtung Degeers bestätigen, daß das entwickelte Tier nicht nur

einen wie es die allgemeine Ansicht ist, sondern manchmal gar drei und vier Tage am Leben blieb; jedoch kam im Gegensatz zu seinen Wahrnehmungen bei dem Imago niemals noch eine weitere Häutung zustande. Entsprechend dem leichten Abwurf der alten Chitinhaut ist die Larve auch nicht im geringsten erschöpft. Sogleich nach der Häutung nimmt sie wieder Nahrung auf und ist in ihren Bewegungen ebenso lebhaft wie vorher. Die neue Chitinhaut ist nur weicher und heller als die alte. Allmählich wird sie jedoch widerstandsfähiger und nimmt eine gelbe Farbe an.

## I. Regeneration bei Ephemeridenlarven.

Während im Jahre 1866 Lubbock die Regeneration an Ephemeridenlarven verneint, stellt Dewitz im Jahre 1890 unzweifelhafte Regeneration der entfernten Kiemenblättchen, der Extremitäten, Antennen und Schwanzfäden bei jungen Larven fest. Dagegen scheint er der falschen Ansicht zu sein, daß Nymphen und ältere Larven nicht regenerationsfähig sind. Als Folge des operativen Eingriffs will er nach Entfernung der Kiemenblättchen innerhalb weniger Tage mehrere Häutungen, nach Entfernung der vier hinteren Extremitäten und der Antennen zwei Häutungen innerhalb acht Tagen beobachtet haben. Diese Behauptung scheint mir ebenfalls nicht richtig zu sein.

Schröder hat im Jahre 1900 regenerierte Extremitäten von Ephemeridenlarven beobachtet. Nachdem bei dem Versuche eine Larve zu fassen, die beiden rechten hinteren Extremitäten abgerissen waren, hatten sich bereits nach drei Wochen Fußstummel gebildet, die mit dem weiteren Wachstum der Larve die gegliederte Form und Grösse der übrigen Gliedmaßen erreichte, sodaß das im Mai schlüpfende vollkommene Insekt durchaus nichts von jener früheren Verletzung erkennen ließ.

Die neusten Untersuchungen über die Regenerationsfähigkeit der Ephemeridenlarven stammen aus dem Jahre

1902 von Otto Hübner. Er beschreibt neben der vorzüglich ausgebildeten Regenerationsfähigkeit der Körperanhänge die Neubildung des letzten Abdominalsegments und eine Anzahl bemerkenswerter Versuche, auf die ich weiter unten noch zu sprechen kommen werde.

Meine Versuchstiere hielt ich teils isoliert, teils zu mehreren in Wassergläsern. Über jedes einzelne Objekt wurde genau Buch geführt. Die Operationen nahm ich mit einem scharfen, sterilisierten Messerchen oder einer kleinen Schere vor. Was die Ernährung angeht, so muß ich mich der Ansicht Hübners anschließen, daß die Larven von den in dem Wasser befindlichen vegetabilischen Stoffen leben.

Die Regenerate entwickeln sich unter der alten Chitinhaut und kommen nach den Häutungen in ihrer ganzen Länge zum Vorschein. Während Klein diese Erscheinung sowohl für Tracheaten als für Crustaceen feststellte, wachsen nach Brindley bei letzteren die Regenerate langsam aus dem Stumpf heraus, während sie nach ihm bei allen Tracheaten erst nach Abwurf der alten Chitinhaut hervortreten. Durch Morgan werden die Angaben Kleins bestätigt, wonach also bei sämtlichen Arthropoden die Regeneration unter der alten Chitinhaut vor sich geht.

Aus der Tatsache, daß die bei Spinnen erst nach der Häutung aus der alten Hülle hervortretenden Regenerate spiralig wachsen, glaubt Paul Friedrich sich der von Bordage allgemein ausgesprochenen Ansicht anschließen zu müssen, daß in allen diesen Fällen die Regenerate während ihrer Entwickelung einem spiraligen Wachstum unterworfen seien. Auch M. Wege bringt zwei in ihren alten Stümpfen liegende, bereits in die Länge gewachsene, mehrfach gewundene Antennenregenerate zur Darstellung. Im Gegensatz hierzu wachsen nach meinen Beobachtungen sowohl die Extremitäten — als auch die Antennenregenerate fast gradlinig. Selbst kurz vor der Häutung sind Windungen der Regenerate nicht zu erkennen.

Während nach Dewitz bei Ephemeridenlarven und bei Daphniden und nach Godelmann bei Bazillus Rosii durch operative Eingriffe die Häutungen beschleunigt werden, erfahren nach Paul Friedrich dieselben bei Spinnen nach Amputation der Extremitäten eine Verzögerung.

Zeleny beobachtete nach Entfernung der beiden Scheren und der beiden letzten Schreitbeinpaare von Cambarus eine Beschleunigung der nächsten und der übernächsten Häutung.

Emmel fand dagegen die Häutung bei Hummerlarven nur dann beschleunigt, wenn nach der ersten Häutung die Regeneration ausgeblieben war, d. h. dann, wenn die erste Häutung bald nach dem operativen Eingriff zu erwarten war. Waren hingegen beide Scheren kurz nach einer Häutung entfernt worden, so wurde die nächste so lange hinausgeschoben, bis sich Regenerate gebildet hatten, und sie trat dann um so später ein, je später nach der Häutung die Operation vorgenommen worden war.

Die Zeleny widersprechenden Angaben Emmels werden bestätigt durch die Beobachtungen Zuelzers an Wasserasseln, denen sie die Fühler, mehrere Beine und die Furkaläste amputiert hatte. Auch hier wurde die nächste Häutung nur dann beschleunigt, wenn noch keine Regenerationserscheinungen auftraten; dagegen trat eine Verzögerung der nächsten Häutung ein, wenn kurz nach der vorhergehenden operiert worden war und die Regenerate mit der nächsten Häutung zum Vorschein kamen. Die weiteren Häutungen waren in diesem Falle den normalen Kontrolltieren gegenüber beschleunigt. In Uebereinstimmung mit Zuelzer und abweichend von den Angaben Dewitz's und Hübners fand eine Verzögerung der nächsten Häutung um eins bis drei Tage bei meinen Versuchsobjekten dann statt, wenn ein größerer operativer Eingriff zwei bis vier Tage nach der letzten Häutung vor-

genommen worden war. Die nächste Häutung war dagegen um drei bis vier Tage beschleunigt, die übernächste fand eins bis zwei Tage vor der normalerweise zu erwartenden statt und die vierte Häutung nach erfolgter Operation fällt mit der entsprechenden der unverletzten Kontrolltiere zusammen. Andererseits fand eine Beschleunigung der nächsten Häutung statt, wenn ich z. B. mehrere Kiemenblätter oder mehrere Extremitäten, beide Antennen oder die drei Schwanzfäden zwei bis vier Tage vor derselben entfernt hatte. Es wurde dann in den meisten Fällen die Häutung um ein bis zweimal 24 Stunden schneller herbeigeführt, ohne daß nur eine Spur von Neubildung zu erkennen gewesen wäre. Die zweite Häutung erfolgt ebenfalls beschleunigt schon nach elf bis 13 Tagen, während sie normaler Weise frühestens nach fünfzehn Tagen hätte stattfinden dürfen, und die nächste Häutung trat nach sechszehn bis achtzehn Tagen ein, während sie im normalen Fall etwa am neunzehnten zu erwarten war.

Schon hier macht sich eine Abnahme der Beschleunigung bemerkbar, die mit der nächsten Häutung in allen von mir beobachteten Fällen gänzlich verschwand.

Es scheint mir, daß die von mir festgestellte Tatsache, daß nicht allein eine durch den operativen Eingriff erfolgte Beschleunigung der ersten Häutung, sondern auch eine solche der nächsten und übernächsten eintritt, in Verbindung mit den Beobachtungen Emmels und Zuelzers dafür zu sprechen, daß nicht der Reiz der Operation die Häutungen beschleunigt, sondern daß diese im Interesse der Regeneration liegen. Die Natur ist bestrebt größere Verluste baldmöglichst wieder zu ersetzen und die unumgänglich damit verbundenen physiologischen Vorgänge wie die für die Regeneration notwendigen Häutungen passen sich diesem Streben an. Dafür spricht auch meine Beobachtung, daß bei kleineren Verletzungen, nach Entfernung eines Schwanz-

fadens oder einer Antenne oder kleinerer Antennenteile oder auch nach Verlust einer oder zwei Extremitäten eine Beschleunigung der Häutung nicht erfolgt.

Auch die Altersstufe spielt für die Regenerationsfähigkeit von Chloeonlarven eine große Rolle. Diese Erscheinung wurde schon bei einer ganzen Reihe anderer Arthropoden beobachtet. So erfolgen nach Emmel die Häutungen bei den jungen Larven des Hummers in kürzeren Abständen als bei älteren und regenerieren in entsprechend kürzerer Zeit. Dieselbe Beobachtung machte Schull an Cambarus virilis und C. Bartonc. Nach Megusar tritt Regeneration der Fangbeine bei Mantiden von der Mitte des Femurs nur dann ein, wenn die Tiere jung genug sind. Ferner kam Paul Friedrich auf Grund seiner Untersuchungen an Spinnen zu der Ansicht: Je jünger das Tier ist, desto widerstandsfähiger ist es gegen äußere Einflüsse und desto größer ist seine Regenerationskraft. Auch die Beobachtung Godelmanns, daß bei Bazillus Rosii im allgemeinen zwar statt der Beine mit fünf Tarsusgliedern nur solche mit vier neugebildet werden, daß aber andererseits, wenn die Amputation vor der ersten Häutung vorgenommen worden war, auch der vollständige Tarsus regeneriert wurde, scheint dafür zu sprechen, daß mit zunehmendem Alter eine Reduzierung der Regenerationsfähigkeit Hand in Hand geht.

Meine Beobachtungen hierüber stellte ich in der Weise an, daß ich einer größeren Anzahl junger Larven, die zwei bis drei Häutungen hinter sich hatten, mehrere Extremitäten, die Antennen oder Schwanzfäden kurz nach der letzten Häutung abschnitt. Dieselben Operationen führte ich auch an älteren Larven, die bereits sechs bis sieben Häutungen durchgemacht hatten, aus. In allen Fällen fanden die Häutungen der jungen Tiere früher statt als bei den älteren und die Regenerate waren bedeutend besser entwickelt als

bei letzteren. Besonders traten diese Verhältnisse in folgendem Falle hervor: Einer jungen Ephemeridenlarve, die drei Häutungen hinter sich hatte, hatte ich eine vordere Extremität im Trochanter-Femuralgelenk entfernt. Nach zwölf Tagen häutete sie sich zum vierten Male und das gutgebildete Regenerat kam zum Vorschein. (Fig. 1.) Bei einer älteren Larve, bei der ich dieselbe Operation nach der siebten Häutung vorgenommen hatte, erfolgte die achte erst nach achtzehn Tagen und das Regenerat ist trotz derselben äußeren Lebensbedingungen viel schlechter entwickelt. (Fig. 2a). Selbst nach der nächsten Häutung, die nach 24 weiteren Tagen stattfand, hatte das Regenerat noch nicht die Größe des entsprechenden bei der jungen Larve erreicht. (Fig. 2b). Leider ging die oben beschriebene Larve kurz nach der ersten und die ältere sechs Tage nach der zweiten Häutung ein.

Wurden Larven desselben Alters, an denen kleinere Operationen vorgenommen worden waren, in klares Wasser ohne jede Beimengung von Nahrungsstoffen gesetzt, so verhielten sie sich ganz verschieden; bei einem Teil traten verfrühte, bei dem andern Teil verspätete, bei dem dritten normale Häutungen auf. In allen Fällen erschienen nach den Häutungen gut ausgebildete Regenerate. Die nächste Häutung konnte ich ebenfalls noch bei einem kleinen Teil von ihnen beobachten. Eine weitere Entwickelung der Regenerate hatte hier nicht stattgefunden. Woher die Beschleunigung oder Verzögerung der Häutungen herrührt, vermag ich mir nicht zu erklären, dagegen nehme ich an, daß die Larven soviel Nährmaterial aufgespeichert hatten, daß es ihnen möglich war, die Regenerate zu bilden, daß sie aber nicht imstande waren, ohne weitere Nahrungszufuhr die Regenerate zur vollkommenen Entwickelung zu bringen. Mißbildungen, wie sie von Paul Friedrich in einem Falle infolge ungenügender Fütterung bei Spinnen erzielt wurden, hatte ich keine Gelegenheit zu beobachten.

Die meisten von mir beobachteten Regenerate waren im allgemeinen normal gegliedert und unterschieden sich von den unverletzten Teilen nur durch ihre geringere Größe, ihre hellere Farbe und spärlichere Behaarung. Im Verlaufe mehrerer Häutungen wurden die Regenerate soweit vervollkommnet, daß sie weder in Farbe, Gliederung, Behaarung oder durch ihre Größe von den ursprünglichen Formen abwichen.

## Autotomie:

Auffallend muß es erscheinen, daß, obwohl bereits von verschiedenen Autoren über Regenerationserscheinungen bei Ephemeridenlarven gearbeitet worden ist, keiner der in sehr starkem Maße bei ihnen vorhandenen Fähigkeit der Autotomie Erwähnung tut, vermöge deren sie ihre Extremitäten im Trochanter-Femuralgelenk abzuwerfen imstande sind. Bevor ich auf meine eigenen Wahrnehmungen hierüber bei Chloeonlarven eingehe, möchte ich zunächst einen kurzen Überblick über die Erscheinung der Autotomie im Tierreich, vor allem bei den Arthropoden geben. Autotomie ist im Tierreich weit verbreitet. Von den niedersten Tieren bis zu den Wirbeltieren hinauf ist sie beobachtet worden. Protozoen sind imstande einzelne Plasmateile und Anhänge wie Flagellen und Geißeln, Tubularien und Actinien ihre Tentakeln abzustoßen. Phoronis vermag ihre Lophophor, die Polynoiden ihre Elytren und Cirrhen, Regenwürmer auf Verletzungen am Hinderende Teile desselben zu autotomieren. Holothurien vermögen sich ihrer Eingeweide, Asteroideen ihrer Arme auf Reize hin zu entledigen. Bekannt ist ferner, daß unter den Molusken die Aeolididen und Thetis ihre Rückenpapillen und Kiemen und Cephalopoden einen oder mehrere Arme abzugeben vermögen. Blindschleichen und Eidechsen entgehen ihrem Feinde durch Abwurf des Schwanzes. Sehr eingehend ist auch die Autotomie und ihre Einrichtungen

bei den Athropoden studiert worden. Autotomie bei Krappen und Spinnen war schon Heinecken im Jahre 1829 bekannt. Genauer beschrieben wurden später die Autotomieerscheinungen an den Krappen von Fredericque.

Nach ihm erfolgt der Abwurf der Extremitäten auf mechanische, chemische, elektrische oder thermale Reize des sensiblen Beinnerven. Auch nach Schnitten trat Autotomie ein. Wurde dagegen der Schnitt durch das letzte Glied gelegt, so blieb der Abwurf aus, da der Beinnerv dasselbe nicht erreicht, sondern schon vorher endigt. In jüngster Zeit hatte Megusar Gelegenheit Autotomie an den 3 Beinpaaren von Periplaneta u. Dixippus festzustellen.

Wirèn machte Versuche über Autotomie an Carcinus maenas. Hier liegt die Autotomiestelle in der Mitte des zweiten Glieds und ist durch ihre Chitinfreiheit gekennzeichnet. Die Abtrennung in dieser Ebene erfolgt hauptsächlich auf die Funktion des sogenannten Brechmuskels, der auf Reize des sensiblen Beinnerven in Tätigkeit tritt; allerdings nur dann, wenn das Tier einen Stützpunkt für die Extremitäten erreichen kann. Eine Blutung tritt nach Abwurf nicht ein, da eine bindegewebige Haut an der Autotomiestelle den Austritt des Blutes hindert. Nach Emmel wird einem größeren Blutverluste nach Autotomie des Scherenbeins von Homarus dadurch vorgebeugt, daß zwei bindegewebartige Klappen den venösen Sinus verschließen. Nach Bordage findet die Autotomie bei den Phasmiden im Trochanter-Femuralgelenk statt, als an einem durch ihre Muskel-und Chitinfreiheit für die Autotomie besonders geeigneten „locus minoris resistentiae." Nach ihm kann der Abwurf auf blosse Reize hin auch ohne Stützpunkt erfolgen.

Dagegen sind Child und Young auf Grund ihrer Versuche an Agrionlarven zu der Ansicht gekommen, daß dieselben ihre Extremitäten im Trochanter-Femuralgelenk auf die Tätigkeit des Brechmuskels allein, ohne vorher einen

Stützpunkt erreicht zu haben, nicht abwerfen können. Auch bei diesen Larven wird der Verlust des Blutes durch ein Diaphragma aufgehalten.

Abweichend von diesen Darstellungen verhalten sich nach Paul Friedrich die Spinnen. Es tritt hier durch die Autotomiestelle hindurch ein kräftiger Muskel, der erst durch einen von der Unterseite des Trochanters ausgehenden Chitinfortsatz mit Hilfe des Femuralbeugers durchschnitten werden muß. Die Abwurfstelle wird sofort nach der Autotomie durch Annäherung der Chitinwände aneinander sowie durch die durchschnittenen Muskeln und einen sofort gerinnenden Blutstropfen geschlossen.

Nach den bei meinen Versuchsobjekten vorliegenden anatomischen Verhältnissen und nach der Art, wie die Autotomie erfolgt, neige ich, was die näheren mit der Autotomie einhergehenden physiologischen Vorgänge anbetrifft, am meisten zu der Ansicht von Bordage. Es läuft bei meinen Versuchsobjekten ein kräftiger Muskel quer durch den Trochanter, der in der Nähe der Autotomiestelle endigt. Bei Druck auf den sensiblen Beinnerven erfolgt wahrscheinlich, wie es auch Bordage bei Phasmiden beschreibt, eine starke Contraktion des Muskels, die Wände des Trochanters werden stark einander genähert und infolgedessen löst sich der Femur in der muskelfreien Trochanter-Femuralgelenkfläche vom Trochanter los. Eines Stützpunkts bedürfen die Tiere hierbei nicht. Dafür spricht folgender Versuch: Ich faßte eine Larve mit der Pincette an den Tarsus und hielt sie freischwebend in der Luft; das Tier hing schlaff von der gefaßten Extremität weg. Alsdann übte ich mit einer feinen zweiten Pincette einen leisen Druck auf den Femur aus. Sofort fiel das Tier zur Erde, ohne daß es ihm vorher gelungen war, irgend einen Stützpunkt zu erhaschen. Dieser Versuch glückte mir einigemale. In einem andern Falle gelang es mir, eine Larve, die sechs Extremitäten hintereinander autotomieren

zu lassen. Das wäre natürlich nicht möglich gewesen, wenn dieselbe, um die Beine abzuwerfen, mit einer Extremität einen Stützpunkt hätte ergreifen müssen. Der Abwurf der Extremitäten bei Chloeonlarven im Trochanter-Femuralgelenk erfolgte nur auf Druck des Femurs oder der proximalen Hälfte der Tibia. Nur in vereinzelten Fällen wurden sie auf einen mechanischen Reiz des distalen Teils der Tibia und des Tarsus autotomiert.

Der Ansicht Contejans sowie der Godelmanns, von denen der eine Autotomie bei dekapitierten Heuschrecken, der andere bei dekapitiertem Bazillus Rosii erzielte, daß es sich bei der Autotomie um einen reinen Reflexakt handelt, vermag ich mich nach meinen Untersuchungen nicht anzuschließen. Schnitt ich den Larven den Kopf ab oder zerstörte die ventrale Ganglienmasse, so blieb in beiden Fällen die Autotomie auf Druck aus. Es scheint also doch hier bei dem Selbstabwurf auch der Wille des Tieres beteiligt zu sein, das um seinen Feinden zu entgehen, sich dadurch rettet, daß es eine Extremität opfert.

Wie ich schon oben erwähnte, sind die Larven imstande, sämtliche sechs Extremitäten zu autotomieren. Allerdings gingen die Tiere nach einem so schweren Verlust spätestens nach acht Tagen zugrunde. Im allgemeinen überstanden die Larven den Verlust von drei, vier und selbst fünf Extremitäten sehr gut. Die Tiere scheinen nach der Autotomie nicht im geringsten erschöpft zu sein. Sie nehmen Nahrung zu sich und bewegen sich ebenso lebhaft wie vorher. Im Gegensatz hierzu gingen nach Entfernung mehrere Extremitäten durch Schnitte die Larven sehr häufig zugrunde; in allen Fällen sind sie nach diesen Operationen sehr ermattet, bleiben ruhig am Boden des Gefäßes sitzen und reagieren nur sehr schwer auf äußere Reize. Dieses verschiedene Verhalten ist darauf zurückzuführen, daß mit dem Abwurf durch Autotomie im Trochanter-Femuralgelenk nur ein ganz geringer Blutverlust verbunden ist, daß da-

gegen nach Schnitten durch die übrigen Teile der Extremitäten größere Blutungen auftreten. Es ist darnach mit Bestimmtheit anzunehmen, daß auch bei diesen Tieren an der Autotomiestelle, an der sie in der Natur im allgemeinen ihre Extremitäten verlieren, von dieser Einrichtungen getroffen sind, die sie gegen Verblutung schützen.

### Regeneration der Extremitäten:

Nach Schnitten durch den Tarsus, die Tibia oder den Femur blieb die Autotomie im Trochanter-Fermuralgelenk aus. Wie schon erwähnt, trat sie nur auf Druck auf bestimmte Glieder der Extremitäten ein. Es erfolgt nach Schnitten die Regeneration an den Schnittflächen. Ebenso wie Hübner konnte ich konstatieren, daß nach Schnitten durch den Femur, die Tibia oder den Tarsus die verlorengegangenen Teile in sehr verkleinertem Maße, im allgemeinen ein Drittel ihrer Normalgröße, nach der ersten Häutung wieder erscheinen. Die Regenerate waren meistens gut gegliedert, jedoch kamen nicht allzuselten auch Ausnahmen hiervon vor. Auf diese Abweichungen werde ich noch weiter unten zu sprechen kommen. Die Neubildungen setzten sich gegen die normalen Extremitätenteile durch ihren kleineren Querdurchmesser, ihre hellere Farbe und spärlichere Behaarung scharf ab. Abweichend von Hübner konnte ich jedoch wahrnehmen, daß mit wenigen Ausnahmen die Größenunterschiede der Regenerate und der von ihnen zu ersetzenden Teile nicht schon nach der zweiten, sondern erst nach der dritten und in vielen Fällen erst nach der vierten Häutung verschwunden waren. Hand in Hand mit dem Wachsen des Regenerates wurden auch die anderen Unterschiede in Bezug auf Farbe und Behaarung ausgeglichen. Fig. 3 a zeigt ein Regenerat nach einem Schnitt durch den distalen Teil des Femurs nach der ersten Häutung. Fig. 3 b dasselbe Regenerat nach

der dritten und Fig. 3 c nach der vierten Häutung. Erst jetzt hat das Regenerat seine normale Größe, Form und Behaarung erlangt und ersetzt in jeder Beziehung die verloren gegangenen Teile.

Hübner kommt auf Grund seiner Versuche an Chloeonlarven zu dem Schlusse, daß die Schnelligkeit und Ausführung der Regeneration mit dem mehr oder weniger komplizierten Bau des zu ergänzenden Gebildes in einem bestimmten Verhältnis steht; d. h. daß nach größeren Verletzungen die Regeneration langsamer und unvollkommener erfolgt als nach kleineren. Diese Behauptung ist teilweise falsch, denn in allen Fällen, wo nach Autotomie die Extremitäten von Chloenlarven verloren gegangen waren, war der Ersatz derselben stets vollkommener als nach Verlust eines kleineren und damit weniger komplizierten Teils der Extremität. Niemals trat nach Autotomie eine Verwachsung der Glieder des Regenerats ein. Schon nach der ersten Häutung hat dasselbe die Hälfte bis dreiviertel der Größe des verloren gegangenen Teils erreicht. Nach einer, höchstens nach zwei weiteren Häutungen ist das an der Autotomiestelle erschienene Regenerat nicht mehr von der normalen Extremität zu unterscheiden.

Fig. 4a zeigt eine im Trochanter-Femuralgelenk regenerierte Extremität nach der ersten, Fig. 4 b nach der zweiten und Fig. 4 c nach der dritten Häutung. Fig. 5 a stellt ein solches Regenerat nach der ersten, Fig. 5 b nach der zweiten Häutung dar. Hier ist die neugebildete Extremität nach zwei Häutungen so vollkommen regeneriert, daß ein Unterschied mit dem normalen Bein der Gegenseite nicht mehr zu erkennen ist.

Nach Schnitten durch den Trochanter erschienen stets bei der nächsten Häutung ungegliederte Regenerate mit spitz zulaufendem oder klumpigem Ende ähnlich denen, wie sie von Hübner für Coxaregenerate beschrieben worden sind.

Fig. 6 a zeigt ein solches Regenerat nach einem Schnitt durch den Trochanter. Nach der nächsten Häutung sind in der Gegend der Gelenkstellen bereits kleine Einbuchtungen zu erkennen. (Fig. 6 b). Erst nach der dritten Häutung erscheint ein gut gegliedertes Regenerat (Fig. 6c) dessen Größe nach der vierten Häutung sich der normalen Extremität nähert, aber erst nach der fünften nicht mehr von dieser zu unterscheiden ist. (Fig. 6 d).

Nach Schnitten durch die Coxa beobachtete ich ebenfalls wie Hübner Chitinstummel mit klumpigem Ende, die aber nach meinen Untersuchungen nicht die Hälfte, sondern kaum ein Drittel des fehlenden Beines ausmachten. Erst allmählich bahnt sich ebenso wie bei Hübner die normale Ausbildung der Extremität an, aber auch hier sind fünf Häutungen notwendig, um jeden Unterschied zwischen dieser und dem Regenerat zu verwischen. Besonders hervorheben möchte ich, daß nach Schnitten durch den Trochanter die Larven durch Verbluten viel häufiger als nach Verletzungen durch die distal von der Autotomiestelle gelegenen Teile der Extremität, nach Schnitten durch die Coxa meistens zugrunde gingen.

Auch nach totaler Exstirpation traten in einigen ganz seltenen Fällen noch Regenerate auf. Dieselben erschienen nach der ersten Häutung in Form einer kleinen Regenerationsknospe. (Fig. 7 a.) Nach der zweiten Häutung hat sich ein ganz unregelmäßiges knotiges Regenerat gebildet. (Fig. 7b). Wir haben es hier wohl mit einem Praeliminargebilde zu tun, wie es von Przibram an den Ruderantennen von Daphniden und von mir bei der Segmentregeneration von Chloeonlarven bereits früher beschrieben worden ist. Nach der dritten Häutung war dasselbe verschwunden und an seine Stelle ein Regenerat getreten, das bereits Gelenkstellen erkennen läßt. (Fig. 7 c). Nach allen übrigen derartigen operativen Eingriffen kam es nur zur Bildung von Regenera-

tionsknospen. Die Sterblichkeit nach diesen schweren Verletzungen ist außerordentlich groß. Die Tiere gingen durch den überaus starken Blutverlust zugrunde.

Nicht immer wurden nach Schnitten durch die Extremitätenglieder Neubildungen mit gut ausgebildeten Gelenken entwickelt. So erschien in einem Falle nach einem Schnitt durch den Femur ein langgestrecktes Regenerat, das noch keine Spur von Gliederung erkennen läßt. Seine Länge beträgt etwa zwei Drittel der verloren gegangenen Teile. (Fig. 8a). Nach der nächsten Häutung erschien ein etwas kürzeres Regenerat mit gut gebildeten Gelenken. (Fig. 8b). Das Tier wurde durch den Tod der weiteren Beobachtung entzogen. Bei einem anderen Versuche hatte sich an der Gelenkstelle der Tibia und des Tarsus ein Regenerat mit klumpigen Ende gebildet. (Fig. 9). Das Tier starb bald nach der Häutung.

Ferner möchte ich einige in der Umgebung der Schnittfläche auftretende Umformungen nicht unerwähnt lassen.

Henking erwähnt bei seinen Versuchen an Weberknechten, denen er einen Teil des Tarsus amputiert hatte, die kompensatorische Streckung der restierenden Tarsalglieder.

Nach Przibram trat eine Umformung des Coxalgliedes bei der Gottesanbeterin dann ein, als er einen Teil desselben entfernt hatte. Bei meinen Versuchstieren wurden zwar an der Schnittfläche noch Regenerate gebildet, dieselben waren jedoch anormal entwickelt. Dagegen nahm der Teil an dem die Operation vorgenommen war, beträchtlich an Stärke zu. In einem Falle war ein Schnitt durch den distalen Teil des Femurs gelegt worden. Es enwickelte sich ein ungegliedertes kurzes, dünnes Regenerat; dagegen hatte der stehengebliebene Teil des Femurs beträchtlich an Masse zugenommen. Die Vergrößerung erstreckte sich jedoch nur auf seine Dicke (Fig. 10a). Bei diesem Exemplar kam es noch zu einer zweiten Häutung, nach welcher der

Femur seine normale Form wieder angenommen hatte und ein gut gegliedertes Regenerat zum Vorschein kam. Das Regenerat erreichte an Größe etwa die Hälfte der verloren gegangenen Teile. (Fig. 10b). Bei einer zweiten Larve, die an der Tibia operiert worden war, kam es nur zur Bildung einer Regenerationsknospe, dagegen hatte die Tibia bedeutend an Dicke zugenommen. (Fig. 11). Leider ging das Tier schon bald nach dieser ersten Häutung ein. Einige andere Beobachtungen dieser Art sind mit den eben beschriebenen ziemlich identisch.

Nach einem Schnitt durch die Tibia hatte ich weiter Gelegenheit, die Doppelbildung des Tarsus mit Endkrallen wahrzunehmen. Mehrfachbildungen von in der Einzahl vorhandenen Körperteilen sind im Tierreich weit verbreitet. Abgesehen von den Doppelbildungen bei nieder entwickelten Tieren ist von Korschelt bei Allobophora subrubicunda eine Doppelbildung von Kopf und Schwanz, von demselben Autor sogar eine dreifache Kopfbildung bei Helodrilus longus beschrieben worden.

Von Arthropoden ist die Doppelregeneration der Schere von Gelasimus pupilator (Zleny) bekannt. Nach Przibram ist die Dreifachbildung der Schere von Eriphia spinibrons möglich. Besonders interessant sind die von Tornier beschriebenen Mehrfachbildungen von Käferbeinen.

Bei meinem Versuchsobjekt wurde das letzte Viertel der Tibia mit Tarsus entfernt. Nach der nächsten Häutung erschien ein normaler Tarsus, an dessen oberer Wand sich noch ein zweites Tarsusglied mit winziger Endkralle ansetzte.

Eine Gelenkverbindung zwischen den beiden Tarsalgliedern oder eines Tarsus mit dem regenerierten Teil der Tibia ist nicht vorhanden. (Fig 12a.), Das Tier blieb am Leben und machte noch eine zweite Häutung durch. Nach dieser war der accessorische Tarsus vollkommen verschwunden; dagegen hatte der normal regenerierte Tarsus

bedeutend an Länge und Stärke zugenommen. Ebenso erschien der regenerierte Teil der Tibia sehr stark, sozusagen anormal verdickt und der Tarsus setzte sich in einer gut entwickelten Gelenkfläche scharf gegen die regenerierte Tibia ab. (Fig. 12b) Es scheint hier auf Kosten des verschwundenen Tarsus zu einer Verdickung der Tibia gekommen zu sein.

Was die Entstehung solcher Mißbildungen angeht, so muß ich mich der Ansicht Korschelts anschließen, der glaubt, daß dieselben teilweise zwar aus mehrfacher Anlage in der Embryonalzeit herrühren, daß aber andererseits Verletzungen zu ihrer Entstehung Anlaß geben können. Hierfür scheint auch meine Beobachtung zu sprechen. Wäre ein embryonaler Keim vorhanden gewesen, so läge kein Grund vor, warum sich das accessorische Regenerat nicht ebenso gut hätte weiter entwickeln sollen, wie das normale. Es scheint sich jedoch hier vielfach um eine durch eine durch einen Reiz hervorgerufene anormale Bildung zu handeln, die nicht weiter vervollkommnungsfähig ist.

Daß die Regenerationskraft an der Autotomiestelle im Trochanter-Femuralgelenk größer ist als an allen anderen Teilen der Extremität geht schon aus dem Umstande hervor, daß die an der Autotomiestelle auftretenden Neubildungen im allgemeinen vollkommener und schneller entwickelt werden als an den übrigen Gliedern des Beines. Verwachsungen an diesen Regeneraten sind mir niemals zu Gesicht gekommen, während sie bei Neubildungen an den übrigen Teilen der Extremitäten nicht zu Seltenheiten gehören.

Daß auch die Autotomiestelle von der Regeneration bevorzugt wird, dafür spricht folgender Versuch: Eine Larve hatte ich das erste Extremitätenpaar durch Autotomie abwerfen lassen; gleichzeitig legte ich Schnitte durch den Femur der zweiten linken, und die Tibia der zweiten

rechten Extremität. Nach zehn Tagen fand die nächste Häutung statt. Während die beiden vorderen Extremitäten sehr gut regeneriert waren, war an den Schnittstellen der beiden anderen Beine keine Spur von Regeneration zu erkennen. (Fig. 13 a) Erst nach der zweiten Häutung hatten sich auch hier Regenerate gebildet, die etwa ein Drittel der normalen Teile maßen. Das vordere Extremitätenpaar hatte inzwischen fast die Länge des normalen Beins erreicht. (Fig. 13 b). Derartige Beobachtungen zählten nicht zu den Seltenheiten.

Bei einer Larve gelang es mir, fünfmal hintereinander im Trochanter-Femuralgelenk nach Autotomie Regenerate zu erzielen. Dieselben waren an Größe fast immer gleich und stets gut entwickelt, ein Umstand, auf den Paul Friedrich auch schon bei seinen Versuchen an Spinnen hinweist. Es scheint, daß die Regenerationskraft selbst durch wiederholt gesetzte Verletzungen und den jedesmal damit verbundenen Neubildungen an der Autotomiestelle nicht im geringsten an ihrer Stärke Einbuße erleidet.

Die Autotomie ist für alle Extremitätenpaare gleichmäßig vorhanden. Auch den Regeneraten ist sie eigen; jedoch tritt sie nicht sofort nach ihrem Erscheinen auf. Selbst der kräftigste Druck mit der Pinzette genügt nicht, um am ersten Tage nach dem Erscheinen des Regenerats dasselbe zum Abwurf zu bringen. Es ist dies eine Tatsache, die ich auch schon bei Landspinnen zu beobachten Gelegenheit hatte. Es scheint dies auch bei diesen Tieren mit dem Umstand zusammen zu hängen, daß die Muskeln und Nerven sowie die für die Autotomie notwendigen Organe mit dem Erscheinen des Regenerats noch nicht vollkommen entwickelt sind. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Larven nicht sofort, sondern erst nach einigen Tagen die Regenerate an den Bewegungen der normalen Extremitäten teilnehmen lassen. Auch Paul Friedrich zieht aus der Erscheinung, daß das regenerierte Spinnenbein noch nicht

zum Laufen benutzt, sondern zunächst vorsichtig in der Luft getragen wird, den Schluß, daß seine Muskeln erst einer weiteren Entwicklung bedürfen.

Die Regeneration der Chloeon-Extremitäten vollzieht sich unter der alten Chitinhaut und die Regenerate wachsen nicht, wie es Friedrich von den Spinnenbeinen behauptet, und wie es Bordage für alle Tracheaten feststellte, spiralig, sondern fast gradlinig. Nach ihrem Austritt aus der alten Hülle sind noch mehr oder weniger starke Knickungen vorhanden, die aber sehr bald gänzlich verschwinden.

Die Angaben von Schultz für Spinnen, daß, wie es auch Friedrich später bestätigt, nach der Schnittführung die Organe der Extremitäten etwas zurücktreten, und mehrere Tropfen Blut aus der Wunde heraustreten, treffen auch für meine Versuchsobjekte zu. Das Blut enthält eine Menge Leukocyten, die mit der Blutflüssigkeit nach außen gelangen. Nach einer halben Minute etwa ist die Wundfläche durch die Blutzellen geschlossen und damit dem Blutaustritt ein Ende gemacht. Nach Wagner spielt für den Wundverschluß auch das im Blut vorhandene Fibrin eine große Rolle, das, sobald es mit der Luft in Verbindung kommt, gerinnt und so die Blutzellen in ihrer Tätigkeit, die Wunde zu schließen, unterstützt. Während diese Einrichtung des Wundverschlusses bei Chloeonlarven nach Verletzung einer oder zwei Extremitäten im Femur, der Tibia oder dem Tarsus ihren Zweck vollkommen erfüllt, gingen die Tiere nach Schnitten durch eine größere Anzahl von Beinen sehr häufig zugrunde, da in diesen Fällen bis zur Bildung des Wundverschlusses die Tiere doch schon zu viel Blut verloren hatten, um weiter leben zu können. Ebenso versagt sie sehr oft nach Verletzungen des Trochanters, meistens nach solchen der Coxa und fast immer nach totaler Exstirpation, da das Lumen der Blutgefäße an diesen Stellen wahrscheinlich zu groß ist, als daß die großen Blutungen an diesen Schnittflächen durch den

Wundverschluß früh genug beseitigt werden könnten. Am besten wirkt natürlich ein solcher Verschluß an der Autotomiestelle, wo durch zweckmäßige Einrichtungen nur kleinere Wunden entstehen.

Ebenso wie Schultz bei Spinnen konnte ich bei Chloeonlarven wahrnehmen, daß schon nach einem Tage die Hypodermis an den Wundrändern sich vom Chitin loslöst und mit ihren durchschnittenen Rändern zusammenwächst. Nach zwei bis drei Tagen hat sich an der Wundfläche ein „Chitinpfropfen" gebildet. Ob dieser Pfropf von der Hypodermis oder aus der Blutmasse abgeschieden wird, ließ sich nicht entscheiden. Schultz ist der Ansicht, daß der Verschluß vom Blut aus gebildet wird, auch Child und Young, ebenso Friedrich halten diese Meinung für richtig.

Die bei der Operation durchschnittenen Muskeln verlieren sehr bald (schon nach ein bis zwei Tagen) ihre Querstreifung und degenerieren. Nach Friedrich ist dieser Zerfall der Muskeln bei Spinnen erst nach etwa zwölf Tagen wahrzunehmen. Nach Abwurf der Extremitäten bei Chloeonlarven im Trochanter-Femuralgelenk tritt schon während des ersten Tages nach der Verletzung eine vollständige Degeneration der im Trochanter vorhandenen Muskeln ein. Diese Veränderung greife niemals auf die Muskeln des Coxalgliedes über. Es bilden sich nun die Regenerate im Trochanter durch Differenzierung des in ihm liegenden Zellenmaterials. Nach Schultz zerfallen bei Spinnen die Muskeln an der Operationsstelle in Sarkolyten und Sarkoblasten und regenerieren sich wieder aus letzteren. Przibram konnte bei der Gottesanbeterin ebenfalls einen solchen Zerfall der Muskeln feststellen. Ob aber die Neubildung aus diesem Zellenmaterial oder aus dem Ektoderm vor sich geht, lässt er unentschieden. Nach Reed sollen sich sogar alle Teile des Regenerats aus dem Ektoderm regenerieren. Ebenso kommt Emmel zu dem

Resultat, daß alle peripherischen wahrscheinlich aber auch alle inneren Zellen der Regenerationsknospen aus Epidermiszellen stammen. Ob nun das Regenerat aus mesodermalem oder ektodermalem Gewebe gebildet wird, möchte ich dahin gestellt sein lassen. Jedenfalls baut es sich aus einem von beiden oder auch aus beiden Geweben auf, nicht aber aus Regenerationskeimen, wie es von Weissman und anderen Autoren behauptet worden ist. Auf die allgemeine Würdigung meiner oben gegebenen Darstellung über Autotomie und Regeneration bei Chloeonlarven werde ich weiter unten noch zurückkommen. Zunächst werde ich einen Ueberblick über meine weiteren Untersuchungen an diesen Larven sowie an Argyroneta aquatica geben.

### Antennenregeneration.

Die Antennen von Chloeonlarven bestehen aus zwei Basalgliedern und einer großen Anzahl Geißelgliedern, deren letztes die Tasthaare trägt. Die ganze Antenne ist von einem Chitinüberzug umgeben und die einzelnen Glieder sind gegeneinander beweglich. Zwecks Studium der Regeneration wurden Schnitte durch alle Teile der Antennen gelegt. Es traten nach denselben kleine Blutungen ein, die die Tiere im allgemeinen sehr gut überstanden. Auch in ihrer Bewegungsfreiheit sind sie infolge dieser Operation nicht gehemmt. Autotomie, wie ich sie bei diesen Larven an den Extremitäten beobachten konnte oder wie sie von Ost für die Antennen von Oniscus muriarius beschrieben worden ist, fand weder auf Druck noch auf Schnitt durch die Antennen statt.

Nach Hübner wurde der Verlust einer Antenne schon nach der ersten Häutung ergänzt, eine ganze Antenne wurde nach zwei Häutungen ersetzt; und war die Regeneration nach diesen Versuchen vollständig. Anfangs erschien die neue Antenne oft mit leicht S-förmiger Krümmung, die aber zur Schnittführung in keinem Verhältnis stand und

bei der nächsten Häutung verschwand. Entfernt man beide Antennen, so wurde dieser Verlust nach Hübner erst nach mehreren Häutungen ausgeglichen. Soweit Hübner behauptet, daß ein Teil der Antennen nach einer, eine ganze Antenne nach zwei Häutungen regeneriert werden kann, kann ich ihm nur unter der Voraussetzung beistimmen, daß er unter der Entfernung der ganzen Antenne nur die Amputation der Geißelglieder versteht. Selbst nach vollständiger Entfernung beider Geißeln war nach meinen Beobachtungen der Verlust nach zwei Häutungen wieder ersetzt. Mehr Zeit erfordert jedoch der Ersatz einer in einem Basalglied amputierten oder gar exstirpierten Antenne. Nach Schnitten durch die Basalglieder gehen die Tiere sehr oft, nach totaler Exstirpation meistens zu grunde.

Werden Schnitte durch die Geißelglieder gelegt, so erscheint nach der nächsten Häutung schon ein gut gegliedertes Regenerat, das je nach der Grösse des amputierten Stückes dasselbe bereits vollkommen ersetzt, oder aber es tritt ein Regenerat hervor, das erst nach einer weiteren Häutung vollkommen entwickelt ist.

Wurde dagegen der Schnitt durch eines der beiden Basalglieder gelegt, so erschienen zunächst kurze ungegliederte S- oder hakenförmig gebogene Regenerate, die sich durch ihre helle Farbe sowie das Fehlen jeglicher Behaarung und Gliederung scharf gegen die normalen Glieder abheben. (Fig. 14a). Nach einer weiteren Häutung ist dieses Regenerat um ein großes Stück gewachsen, hat jedoch erst etwa ein Drittel der normalen Länge der Antenne erreicht. Das Regenerat zeigt schon deutliche Gliederung, schwache Behaarung und ein Tasthaar. (Fig. 14b). Erst nach zwei weiteren Häutungen ist die Antenne vollständig ersetzt. (Fig. 14c). Ob der Schnitt durch das erste oder zweite Basalglied führt, hat auf die Bildung des Regenerats keinen Einfluß. In einem Falle hatte ich Gelegenheit die Regene-

ration einer Antenne nach totaler Exstirpation während drei Häutungen zu beobachten. Nach der ersten war eine Regenerationsknospe erschienen. (Fig. 15a). Nach der zweiten Häutung waren bereits die beiden Basalglieder und ein kurzes ungegliedertes Stück der Geißel entwickelt. (Fig. 15b). Nach einer weiteren dritten Häutung hat die Geißel ein Drittel ihrer normalen Länge erreicht und weist bereits deutliche Gliederung und schwache Behaarung auf (Fig. 15c). Leider ging das Tier bald nach dieser Häutung ein; jedoch ist anzunehmen, daß nach zwei weiteren Häutungen die Antenne vollkommen regeneriert worden wäre.

Während demnach die Geißel, selbst wenn sie ganz am Grund amputiert worden ist, nach zwei Häutungen wieder ersetzt wird, sind nach Schnitten durch die Basalglieder vier Häutungen notwendig und nach Exstirpation noch eine fünfte, um einen vollständigen Ersatz der Antenne herbeizuführen. Diese Tatsache scheint mir in Verbindung mit dem Verlust der Antenne in der Natur wichtig zu sein. Ich werde daher weiter unten nochmals darauf zu sprechen kommen.

Aehnlich wie nach Verletzungen der Extremitäten wird auch hier die Wunde durch die gerinnenden austretenden Blutmassen provisorisch geschlossen. Allmählich bildet sich auch hier als dauernder Verschluß ein solider Chitinpfropfen. DieHypodermis verwächst mit ihren durchschnittenenRändern und scheidet in ihrer ganzen Ausdehnung allmählich eine Cuticula aus. Neue Glieder werden an der Spitze nicht angelegt. Es scheint sich nur das durchschnittene Glied zum Endglied mit den Tasthaaren zu entwickeln, während die anderen Teile sich am Grunde der Geißel regenerieren und hier eng zusammengepreßt in der alten Hülle liegen. Wie ich schon oben bemerkte, finden Rollungen und spiralige Windungen der Antennen-Regenerate oder stehengebliebenen Glieder nicht statt, sondern es liegt die ganze Antenne grade gestreckt in ihrer alten Hülle, trotzdem oft sehr lange neugebildete Stücke zu dem stehengebliebenen Stumpf hinzu-

kommen. Die Glieder und ihre einzelnen Zellen müssen daher unter sehr großem Druck stehen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß kurz nach ihrem Erscheinen die Antennen an vielen Stellen stark geknickt, oder gepreßt, oder gefaltet sind.

### Schwanzfädenregeneration.

Über die Regeneration der Schwanzfäden bei Chloeonlarven habe ich dem vorher mitgeteilten wesentlich Neues nicht hinzuzufügen. Ich will daher nur kurz rekapitulieren, was von Hübner darüber gesagt worden ist. Hübner entfernte einen oder mehrere Schwanzfäden teilweise oder auch ganz. Ziemlich schnell war ein Verschluß der Wundfläche durch Blutgerinnsel eingetreten. Die Beweglichkeit des Tieres war nur dann heruntergesetzt, wenn die Schwanzfäden ganz am Grunde amputiert worden waren. Die Larven überstanden die erste Häutung gut und boten deutliche Regenerationserscheinungen. War ein Teil der Schwanzborste amputiert worden, so wurde derselbe nach einer Häutung wieder vollständig ersetzt. Hatte er eine ganze Schwanzborste abgeschnitten, so wurde dieselbe bis auf die feine Spitze ebenfalls nach einer Häutung wieder neugebildet. Nach einer zweiten Häutung war auch die Spitze regeneriert. Die regenerierten Schwanzfäden unterschieden sich von den normalen nur durch ihre spärlichere Behaarung. Außerdem waren die Haare auch kleiner als bei den unverletzten. Waren aber alle Schwanzfäden amputiert worden, so genügten zwei Häutungen für deren Ersatz nicht. Hübner hatte in diesen Fällen nur zwei Häutungen zu beobachten Gelegenheit. Schon nach der ersten Häutung traten deutliche Regenerate auf, die sich bis zur zweiten soweit entwickelt hatten, daß ein vollständiger Ersatz bis zur vierten Häutung zu erwarten gewesen wäre. Wie er angibt gingen die Larven jedoch vorher ein, da dieselben bei ihrem starken Sauerstoffbedürfnis in den Gefäßen nicht so lange gehalten werden konnten.

Bei einer Larve ist es mir gelungen, die dritte und vierte Häutung noch zu beobachten. Nach der vierten waren die Schwanzfäden vollkommen regeneriert. In einem anderen Falle war der vollständige Ersatz schon nach drei Häutungen eingetreten.

Kiemenblättchenregeneration.

Auch in Bezug auf die normale Regeneration der Trachealkiemen decken sich meine Ergebnisse fast vollständig mit denen Hübners. Schneidet man mit der Schere einen Teil der Tracheenkiemen weg oder zupft diese mit einer spitzen Nadel aus ihren Befestigungspunkten heraus, so sind die Tiere absolut nicht aufgeregt. Die Bewegungen der unverletzten Kiemen sind nicht im geringsten beeinflußt. An den Insertionspunkten der Kiemen haben sich aus Blutgerinnseln große, dunkle Stellen gebildet. Nimmt man einige Kiemenpaare weg, so erscheinen diese nach der nächsten, meistens jedoch erst nach der übernächsten Häutung als kleine in ihrer Gestalt variierende durchsichtige einzelne Blättchen, die an den Bewegungen der unverletzten Kiemenblätter teilnehmen. Sie sind noch vollkommen tracheenlos. Ihr Insertionspunkt liegt etwa an derselben Stelle, an der die Kiemen früher befestigt waren. Ein Unterschied zwischen den einzelnen Tracheenkiemen der sechs Segmente untereinander und denen des siebten Segments besteht nicht. Bei der nächsten Häutung erscheinen die Tracheenkiemen schon paarweise. Das obere Blättchen ist jedoch kleiner als das untere, sodaß schon hier dieser normaler Weise vorhandene Unterschied angebahnt wird. Während bei der ersten Häutung die Tracheenzweige ein Stück von der Insertionsstelle endigen, gehen dieselben jetzt bis an dieselbe heran und schicken bereits einige kleine Zweige bis in die Chitinblättchen hinein. Mit der vierten Häutung nähern sich die Regenerate ihrer normalen Größe und Gestalt, die Tracheen darin werden größer und stärker und verästeln sich. Nach der

fünften bis sechsten Häutung sind dann die Regenerate nicht mehr von den unverletzten Tracheenkiemen zu unterscheiden. Auf Grund seiner Beobachtungen kommt nun Hübner zu dem Schluß, daß die Regeneration der Trachealkiemen nicht immer normal ist, insofern als die Bildung der Regenerate einen Einfluß auf die unverletzten Kiemen derselben oder auch der Gegenseite ausüben soll.

In einem Falle, in dem auf einer Seite sämtliche Tracheenkiemen mit Ausnahme der ersten beiden Paare entfernt worden waren, war nach der ersten Häutung auch das zweite Paar nicht wieder erschienen. Erst nach der folgenden Häutung setzte die normale Regeneration ein. An der Hand von drei anderen Beispielen sucht er den Einfluß der Regeneration auf einer Seite auf die Kiemenblätter der anderen Seite nachzuweisen. Eines derselben möchte ich hier kurz beschreiben:

Hübner hatte die Tracheenblättchen des fünften, sechsten und siebten Abdominalsegments der rechten Seite weggenommen. Rechts ist die Regeneration normal erfolgt, links ist die Tracheenkieme wieder normal im siebten Segment erschienen. Im fünften und sechsten Segment traten dagegen kleinere Tracheenblätter in der Einzahl auf.

Nach meinen Untersuchungen muß ich den Einfluß der Regeneration der Kiemenblätter einer Seite auf die unverletzten derselben oder der Gegenseite vollkommen verneinen. Zunächst machte ich die Versuche Hübners nach. Ich schnitt zehn Larven die Tracheenkiemen des dritten, vierten, fünften, sechsten und siebten Abdominalsegments weg. Fünf von den operierten Tieren überlebten die erste, zwei die zweite Häutung. Die Regeneration war normal. Irgend ein Einfluß auf die normalen Kiemenblätter machte sich niemals bemerkbar. Dasselbe Resultat erhielt ich nach Wiederholung der andern Versuche Hübners, von denen ich jeden an einer größeren Anzahl Larven ausführte. Selbst nach Entfernung sämtlicher Trachealkiemen derselben

Seite erschienen bei der übernächsten Häutung, nach der die Regenerate sich in Form kleiner einzelner chitinöser Gebilde entwickelt hatten, die Kiemenblättchen der Gegenseite nicht im geringsten reduziert. Die Ergebnisse Hübners kann ich mir nur so erklären, daß die Larven — es handelt sich nur um drei Exemplare — während ihrer Gefangenhaltung sich irgend welche Verletzungen an den nicht operierten Kiemen zugezogen hatten.

Eine Reduktion der unverletzten Kiemenblättchen trat selbst dann nicht ein, wenn ich einen noch größeren Verlust herbeigeführt hatte, indem ich mit den Kiemenpaaren die nächste Umgebung derselben amputierte. Nach vielen vergeblichen Mühen gelang es mir endlich nach derartigen Operationen eine Larve während zwei Häutungen am Leben zu erhalten und Regenerate zu bekommen. Sämtliche anderen Versuchstiere — etwa 150 hatte ich in der Weise operiert — gingen bald nach der Operation ein, obgleich ich die größte Vorsicht inbezug auf die Asepsis dabei beobachtet hatte. In dem oben erwähnten Falle hatte ich durch einen Schnitt die Tracheen des vierten, fünften und sechsten Abdominalsegments mit einem etwa 1 mm breiten Streifen der Umgebung entfernt. Es trat eine sehr heftige Blutung ein, die etwa nach einer Stunde durch Bestreichen mit Collodium stand. Bei allen anderen Larven hatte auch diese Vorsichtsmaßregel versagt. Nach dreizehn Tagen trat die erste Häutung ein und die verloren gegangenen Segmentteile waren ersetzt. Dieses seitliche Regenerat hob sich sehr scharf durch seine helle Farbe und durch das Fehlen jeglicher Behaarung gegen seine Umgebung ab. Es weist noch keine Segmentierung auf, ebenso fehlen noch die verloren gegangenen Tracheen. (Fig. 16a). Nach der nächsten Häutung war das seitliche Regenerat normal segmentiert, die Tracheenstücke waren in allen drei Segmenten wieder gebildet und an ihrem terminalen Ende setzten sich im vierten und fünften Segment winzige

tracheenlose Blättchen an, die sich durch nichts von den normalen Regeneraten der Tracheenblätter unterschieden. Im sechsten Segment hatte sich noch kein Regenerat gebildet. Die Segmentteile zeigen bereits schwache Behaarung. (Fig. 16b). Ein Einfluß auf die unverletzten Tracheenblätter derselben oder der Gegenseite machte sich nicht im geringsten bemerkbar. Die Ansicht Hübners, daß es bei derartigen Regenerationserscheinungen zu einem Einfluß auf das den Kiemenblättern beider Seiten evtl. gemeinsam angehörige Nährmaterial komme und daß infolgedessen durch den Ersatz größerer Verluste auf der einen Seite ein Ausgleich dadurch geschaffen wird, daß die andere eine Reduzierung — nach Ansicht Hübners auf eine Unterernährung zurückzuführen — erleidet, muß ich daher nach meinen Erfahrungen verneinen.

### Regulationserscheinungen an regenerierenden Schwanzfäden.

Kompensatorische Ausgleichungs-Processe sind im Tierreich schon mannigfach beschrieben worden. Megusar erhielt nach vollständiger Exstirpation eines Hinterbeines beim Mehlwurm eine Reduktion des Flügels an der operierten Seite, gleichzeitig ist das Abdomen nach der operierten Seite abgebogen und an der Gegenseite ist eine Senkung zu bemerken. Kompensatorische Reduktionen homologer Körperteile beider Körperhälften wurde von Megusar ferner an den Larven des Wasserkäfers (Hydrous caraboides) beobachtet. Wurde der normaler Weise etwas kürzere linke Kiefer amputiert, so verschwanden im Laufe mehrerer Häutungen einer der beiden Zähne, ohne daß sich an dem regenerierenden Kiefer ein solcher entwickelt hatte. M. Zuelzer weist darauf hin, daß bei ihren Versuchen an Asseln bei den in ungleicher Höhe abgeschnittenen Fühlern zunächst die gleiche Länge der beiden herbeigeführt wurde, indem eine Reduktion des

einen auf Kosten des anderen eintrat. Kammerer nahm bei seinen Untersuchungen über die Regeneration des Fliegenflügels wahr, daß nach einseitigem Verlust eines Flügels eine Reduktion und Formveränderung bei dem anderen in der Weise eintrat, daß derselbe dem regenerierenden Flügel immer mehr gleich wurde.

Einer Larve hatte ich den linken Schwanzfaden mit einem Teil des Segments entfernt. Nach der nächsten Häutung war der Segmentverlust wieder ersetzt, ohne daß eine Spur von regenerierendem Schwanzfaden zu erkennen war. (Fig. 17a). Nach der nächsten Häutung ist derselbe als ein gegliedertes, schwach behaartes, blaßes Regenerat nach außen getreten. Während sich nach der ersten Häutung ein Einfluß auf die unverletzten Schwanzfäden nicht bemerkbar gemacht hatte, waren dieselben jetzt bis auf die Größe des regenerierten Schwanzfadens reduziert. Diese beiden Schwanzfäden sind gut gegliedert und nicht stärker behaart als das Regenerat (Fig. 17b). Leider ging diese Larve bald nach der zweiten Häutung ein. Bei einem zweiten Versuchsobjekt, an dem der linke Schwanzfaden mit Umgebung amputiert worden war, waren mit dem Erscheinen des Regenerats nach der zweiten Häutung die beiden normalen Schwanzfäden spurlos verschwunden (Fig. 18a). Nach der dritten Häutung haben sich sowohl das Regenerat als auch diese beiden Schwanzfäden zur selben Größe und Gestalt entwickelt (Fig. 18b). Noch einen anders gearteten Fall von Umgestaltung möchte ich kurz erwähnen. Einer Larve hatte ich das letzte Abdominalsegment mit seinen Anhängen entfernt. Dasselbe war nach der nächsten Häutung bereits wieder regeneriert. Nach einer weiteren Häutung hatte sich der mittlere Schwanzfaden in seiner ganzen Länge und Stärke wieder gebildet, (Fig. 19a) während im allgemeinen nur drei ganz winzige ungegliederte Stummel an die Stelle der verloren gegangenen Schwanzfäden traten. Nach der nächsten Häutung

hatte dieses mittlere Regenerat an Länge und Stärke ganz bedeutend abgenommen, dagegen waren auch die beiden seitlichen Schwanzfäden wieder ersetzt. Die drei Regenerate wiesen etwa dieselbe Größe, Stärke und Behaarung auf (Fig. 19b). Leider starb auch diese Larve bald nach der Häutung. Diese Regulationserscheinungen an den Schwanzfäden traten nur nach totaler Exstirpation derselben auf, nicht aber nach Entfernung eines Teils, selbst dann nicht, wenn der Schwanzfaden ganz am Grunde amputiert wurde.

In diesem Rahmen meiner Untersuchung möchte ich nicht die von Przibram gefundenen und von Morgan, Wilson und mehreren Forschern bestätigten eigenartigen Beziehungen der beiderseitigen Scheren bei einer Anzahl höherer Krebse unerwähnt lassen. Bei einigen Krebsen und Krabben kommt es nicht selten vor, daß die Schere einer Seite stärker entwickelt ist als die der andern. Wird nun die größere, die sogenannte Schnalzschere entfernt, so entwickelt sich an ihrer Stelle eine kleine Schere, während die kleine Zwickschere der Gegenseite sich im Verlaufe mehrerer Häutungen zu der großen Schnalzschere auswächst. Wird dagegen die Zwickschere amputiert, so bildet sich an ihrer Stelle nicht eine Schnalz-, sondern wieder eine kleine Zwickschere. Sehr unzweideutig sprechen die Versuche Zelenys an Hydroides dianthus für die stärkere Entwickelung eines Organs bei Verlust desselben Organs auf der Gegenseite. Hydroides ist im Besitze leicht zu entfernender ungleicher Organe. Er trägt an seiner Kiemenkrone, die aus der Kalkröhre hervorragt, zwei Opercula, ein rudimentäres und ein gut ausgebildetes. Wenn nun dieses gestielte, nach dem Ende trichterförmig verlaufende Organ am Stiel amputiert wird, so bildet sich an der Schnittstelle nur eine knospenförmige Anschwellung; dagegen beginnt das rudimentäre Organ der Gegenseite sich zu entwickeln und wächst zur Größe des normalen

Operculums heran. Wie Korschelt annimmt, scheint es leichter zu sein, ein in der Anlage vorhandenes Organ zur weiteren Ausbildung zu bringen, als ein amputiertes zu ersetzen.

Alle diese Vorgänge wie ich sie von den verschiedenen Autoren hier anführte und wie ich sie selbst in verschiedenen Fällen in mehrfacher Modification zu beobachten Gelegenheit hatte, scheinen im allgemeinen den Zweck zu haben, Störungen des physiologischen Gleichgewichts im Organismus durch kompensatorische Regulation desselben zu beseitigen.

## Segmentregeneration bei Chloeonlarven.

Bevor ich auf meine neueren Untersuchungen betreffs Segmentregeneration eingehe, sind zunächst die schon früher von mir erhaltenen Ergebnisse zu rekapitulieren.

„Über Segmentregeneration bei Ephemeridenlarven ist bisher verhältnismäßig wenig bekannt geworden. In jüngster Zeit teilte Franz Megusar in seiner Arbeit über „Regeneration der Coleopteren" (Arch. f. Entwmech. Bd. XXV. 1907) einige Fälle von Segmentersatz bei Coleopteren mit. Wie er angibt, ist die Larve von Tenebrio molitor imstande das letzte Segment mit seinen Anhängen zu regenerieren. Dabei findet eine Verlagerung des Afters und der Fortschieber statt. Ferner konnte er nach Amputation der beiden letzten Abdominalsegmente von Lampyris noctiluca den Ersatz derselben, einschließlich des mit der Entfernung der Segmente verloren gegangenen Leuchtorgans, beobachten. Vor einigen Jahren erzielte Godelman Regeneration des letzten Segments an der Stabsheuschrecke (Bazillus Rossii), nachdem er bei einer größeren Anzahl von Larven das letzte Segment mit Cercis entfernt hatte (Arch. f. Entwmech. 12. Bd. 1901) Im Jahre 1902 war es Hübner bei seinen Versuchen an Ephemeriden-Larven gelungen, ein Versuchstier am Leben

zu erhalten und den Ersatz des letzten Segments zu beobachten (zool. Jahrb. 15. Bd. Abt. f. Systematik).

In Verbindung mit anderen Regenerationsversuchen an Arthropoden, nahm ich diese von Hübner im Jahre 1902 abgeschlossenen Versuche über Segmentregeneration an Chloeonlarven im Herbste 1907 wieder auf. Hübner giebt über die Regeneration des letzten Segments Folgendes an: Mit Ausnahme einer kleinen scharfen Ausbuchtung an der hinteren äußeren Partie der rechten Seite hat das vorletzte Segment seine normale Form wiedererhalten. Bei dieser Einbuchtung endigt auch der rechte Tracheenstamm, der sich eigentlich noch in das letzte Segment fortsetzen sollte. Das letzte Segment stellt sich als ein mit der Spitze nach hinten gerichteter Kegel dar. Seine Wand ist nur eine kleine Strecke weit stärker chitinisiert. Im übrigen ist sie von weicher chitinöser Beschaffenheit, sodaß der Inhalt des Segments zu fluktuieren scheint; linke Trachee und Enddarm sind neu gebildet; jedoch mündet letzterer nicht terminal, sondern auf der rechten Seite. Hübner konnte nur eine Häutung des Tieres beobachten; nach dieser ging es zugrunde. Obgleich zu dieser Zeit noch keine Anlagen für die Schwanzfäden vorhanden waren, so spricht Hübner doch die Ansicht aus, daß ihm eine Neubildung derselben nicht ausgeschlossen scheine.

Bei meinen Versuchen wurden einer großen Anzahl von Larven, die ich als Chloeon dipterum bestimmte, mit einem scharfen, aseptisch gemachten Messerchen das letzte Segment entfernt. Es ist mit der Operation, die eine Öffnung der Leibeshöhle mit sich bringt, ein recht großer Blutverlust verbunden; die Tiere sind infolgedessen so ermattet, daß sie sich etwa eine Stunde lang nicht von der Stelle bewegen. Erst nach Verlauf dieser Zeit, nachdem sich ein festes Blutgerinnsel gebildet hat, das jeden weiteren Austritt von Blutbestandteilen hindert, fangen sie wieder an, langsam umherzuschwimmen. Von 532 operierten Tieren

blieben 12 am Leben und regenerierten das letzte Segment. Die übrigen gingen meistens zwischen dem dritten bis fünften Tage zugrunde. Es war dann immer eine starke Pilzwucherung an der Wundfläche zu sehen, die sich oft bis in die normalen Segmente erstreckte. Wahrscheinlich ist die hohe Sterblichkeitsziffer der durch die Operation schon an und für sich stark geschwächten Tiere zum großen Teile auf diese Infektion zurückzuführen.

Die Regenerate erschienen nach der ersten Häutung mit Ausnahmen immer in Form eines mit der Spitze nach hinten gerichteten Kegels, der von einer noch sehr zarten chitinösen Membran bedeckt ist. Beide Tracheenstämme sind in das letzte Segment vorgewachsen, und der neugebildete Enddarm hatte immer seine normale Länge in der Körpermitte wieder erhalten (Fig. 20 a). Bei den oben erwähnten Ausnahmen war nach der ersten Häutung, die schon nach drei und vier Tagen eintrat, während sie in den übrigen zehn Fällen erst nach acht bis zwölf Tagen erfolgte, einmal ein mehr trichterförmiges, das andere Mal ein cylindrisches Gebilde erschienen. Die Wand derselben ist von der gleichen weichhäutigen Konsistenz wie die der regenerierten Segmente. In der Wand des cylinderförmigen Regenerates sind die neugebildeten Teile der beiden Tracheenstämme deutlich zu erkennen, während sie bei dem anderen Regenerat vollkommen fehlen. Die ziemlich weite terminale Oeffnung stellt das Ende einer röhrenförmigen Aushöhlung dar, die sich an den Darm des verletzten Segments anschließt. Durch die Röhre hindurch werden die Faeces stoßweise entleert; jedoch nimmt die scheinbar starre Wand der Röhre keinen aktiven Anteil an der Beförderung der Excremente nach außen; es scheint diese vielmehr von der Peristaltik des im verletzten Segment gelegenen Darmabschnittes abhängig zu sein.

Diese beiden Regenerate, die ich als Präliminargebilde bezeichnen möchte, werden mit der nächsten

Häutung abgeworfen, und an ihre Stelle tritt das normale Regenerat des letzten Segments wie ich es oben beschrieben habe. Es gelang mir im Gegensatz zu Hübners Beobachtungen, meine Versuchstiere mehrere Häutungen hindurch, in einem Falle bis zur vierten Häutung, am Leben zu erhalten, mit dem Resultat, daß sich die Annahme Hübners in Bezug auf die Schwanzfädenregeneration in der Tat bestätigte; ihr erstes Erscheinen nach außen fällt mit der zweiten Häutung zusammen. Nach dieser ist das letzte regenerierte Segment größer geworden, es hat sich mit einer festen Chitinmembran umgeben, die einzelne kleine Härchen trägt (Fig. 20b); die Tracheenstämme haben sich verlängert und die Schwanzfäden sind in Form von drei ungegliederten Stummeln an der Basis des regenerierten Segments angelegt.

Zwischen der zweiten und dritten Häutung nähert sich das Segment allmählich seiner normalen trapezförmigen Gestalt. Nur die terminale Partie der rechten Seite zeigt eine starke Einbuchtung, die Härchen am Segment sind zahlreicher geworden, die Tracheen gewachsen, und gleichzeitig ist ein starkes Wachstum sowie Gliederung bei den Schwanzfädenanlagen, die jetzt schon schwache Behaarung zeigen, eingetreten (Fig. 20c). Ferner läßt sich schon hier erkennen, daß in den Schwanzfäden kein regelmäßiges Wachstum stattfindet, sondern daß diese vielmehr eine ganz unregelmäßige Gestalt annehmen, und daß vor allem der mittlere in der Größe weit hinter den andern zurückbleibt; es sind diese Verhältnisse besonders hervortretend in Fig. 20d (die Zeichnung stellt das Regenerat des letzten Segments nach der dritten Häutung dar; sie repräsentiert dieselbe Larve wie Fig. 20a-c; nur eben in einem weiteren Entwickelungsstadium). Während das Segment hier eine fast normale Gestalt angenommen hat und sich durch die Beschaffenheit seiner Wand — Chitindecke und Behaarung sind normal geworden — sowie durch die im

Segment enthaltenen sichtbaren Organe — Tracheen und Darm — kaum mehr von dem normalen unterscheidet, haben sich die beiden seitlichen, stark gewachsenen Schwanzfäden recht unregelmäßig entwickelt, und der mittlere ist in der Größe hinter den beiden anderen bedeutend zurückgeblieben. (Fig. 20d).

Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß nach weiteren Häutungen diese Verschiedenheiten in Form und Größe allmählich beseitigt werden. In einem Falle konnte ich eine solche Veränderung beobachten. Diese Verhältnisse sind in Fig. 21 a und 21 b dargestellt. Fig. 21 a zeigt eine Larve mit regeneriertem letzten Segment und den von der Basis desselben ausgehenden Schwanzfäden nach der dritten Häutung. Die Schwanzfäden haben noch keine normale Gestalt, und der rechte seitliche ist viel kürzer, vor allem aber bleibt der mittlere in der Größe weit hinter dem linken seitlichen zurück. Fig. 21 b zeigt dieselbe Larve nach der folgenden, der vierten Häutung. Jetzt sind die Größenunterschiede der dritten Schwanzfäden bei weitem nicht mehr so hervortretend als vorher, und ihre Form hat sich der normalen stark genähert. Die Behaarung der in dieser Weise regenerierten Schwanzfäden ist in allen von mir beobachteten Fällen bedeutend schwächer als die der normalen. Die Tatsache, daß im allgemeinen der mittlere Schwanzfaden bedeutend hinter den beiden anderen an Größe zurückbleibt, scheint mir mit dem Umstand zusammen, daß er in drei von sieben (drei bis vier Häutungen hindurch von mir beobachteten) Fällen von Schwanzfädenregeneraten, überhaupt nicht angelegt wurde, nicht ganz unwesentlich zu sein. Vielleicht könnte bei der Verwandtschaft der Ephemeriden mit den Perliden, deren Larven nur zwei Schwanzfäden besitzen, hierbei sogar an eine atavistische Erscheinung gedacht werden. Freilich wäre, um eine solche Hypothese aufzustellen, noch eine große Menge weiterer Beobachtungen notwendig.

Ermutigt durch die recht günstigen Resultate nach Entfernung eines Segments, unternahm ich es nun auch, mehrere Segmente abzuschneiden. Die Sterblichkeit der Tiere wurde natürlich durch diese schweren operativen Eingriffe noch bedeutend erhöht; jedoch gelang es mir von 800 der hinteren zwei Segmente beraubter Larven drei am Leben zu erhalten und zwei davon bis zur zweiten Häutung zu beobachten. Nach der ersten Häutung war in den drei Fällen ein mit der Spitze nach hinten gerichtetes kegelförmiges Gebilde sichtbar, von weichhäutiger, fluktuierender Membran umgeben, dessen Spitze nach rechts oder links von der Körpermediane abwich. Beide Tracheenstämme sind regeneriert, von dem Darm ist noch nichts zu erkennen; trotzdem bewegten sich die Faeces immer in derselben Richtung durch das regenerierte Segment und gelangten immer an derselben Stelle, rechts oder links von der Mittellinie des Körpers, nach außen. Sie blieben oft tagelang an der Austrittstelle hängen, da wahrscheinlich die diese Excremente aus dem Körper treibende, jedenfalls in der Peristaltik des Darmabschnittes des vorletzten Segments zu suchende Kraft nicht genügt, um sie mit einem Male nach außen zu stoßen. Nach der zweiten Häutung haben sich zwei deutliche Segmente gebildet, das Chitin der Wand ist fester geworden, es trägt schon einzelne Härchen, die Tracheenregenerate sind gewachsen; sie sind jedoch nur auf das vorletzte regenerierte Segment beschränkt. Der Darm ist jetzt neugebildet; er durchzieht in dem einen von mir beobachteten Falle links, in dem anderen rechts von der Körpermittellinie die beiden Segmentregenerate und mündet ebenso links oder rechts von dieser an der hinteren Wand des letzten Segments. An dieser sind in einem Falle auch zwei ungegliederte Schwanzfädenanlagen deutlich zu erkennen. Leider gingen die Tiere bald nach der zweiten Häutung ein; es ist als ziemlich sicher anzunehmen, daß mit den

weiteren Häutungen eine Vervollkommnung der Regenerate verbunden gewesen wäre.

Ferner gelang es mir noch nach Entfernung von drei Segmenten ein Regenerat zu erzielen, das etwa ovale Gestalt hatte. Die Beschaffenheit seiner Wand ist dieselbe wie in den vorher erwähnten Fällen. Sie zeigt auf jeder Seite zwei deutliche Einbuchtungen, die wahrscheinlich die primitiven Grenzen der später noch zu erwartenden drei Segmente darstellen. In dem Regenerat haben sich auch kleine Tracheenstücke neugebildet; diese gehen nicht von den beiden Haupt-, sondern von zwei Nebenzweigen derselben des viertletzten Segments aus. Der Darm ist noch nicht regeneriert; doch bewegen sich auch hier die Faeces immer in derselben Bahn und münden auch immer an derselben Stelle, auf der rechten Seite des Regenerats nach außen. Das Tier ging nach der ersten Häutung zugrunde. Wurden mehr als drei Segmente abgeschnitten, so war es nicht möglich, die Tiere am Leben zu erhalten. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich also, daß die Ephemeridenlarven imstande sind, das letzte Segment mit den darin vorhandenen Organen sowie seinen Anhängen, den Schwanzfäden, zu regenerieren; es ist auch ferner der Ersatz der beiden letzten Segmente mit Anhängen möglich und auch nach Entfernung der drei letzten Segmente tritt noch Regeneration ein.

Dem Vorstehenden ist in Bezug auf die normale Regeneration der Segmente Neues kaum hinzuzufügen. Nur möchte ich bemerken, daß eine Larve nach Amputation des letzten Segments dasselbe nach fünf Häutungen mit den drei normal gestalteten, vollkommen ausgewachsenen Schwanzfäden regenerierte. Weiterhin, daß ein anderes Tier nach zwei Häutungen die beiden letzten Segmente mit Darm und Tracheen sowie den drei Schwanzfädenanlagen wieder herstellte (Fig. 22). Leider ging das Tier bald nach dieser Häutung ein.

Was die normalen Regenerationserscheinungen nach Amputation der Segmente anbetrifft, so habe ich in An-

lehung an die von mir beschriebenen Praeliminargebilde noch hinzuzufügen, daß nach Amputation der beiden letzten Segmente sich eine ebensolche wie oben erwähnte Röhre mit Tracheen in den starren Wänden nach der ersten Häutung gebildet hatte, durch die die Faeces hinausgestoßen wurden. Bald nach der Häutung starb die Larve. Bei einem anderen Versuchsobjekt hatte sich bei der nächsten Häutung nach Abnahme des letzten Segments der Darm mit einer ihn umgebenden durchsichtigen cylinderförmigen Gewebeschicht regeneriert. Der Darm hob sich scharf gegen diesen Zellenkomplex ab. Die Wunde des verletzten Segments war geschlossen, nur der Darm trat aus derselben hervor. Die den Darm umschließende Gewebemasse nahm an allen seinen Bewegungen teil. Sie schien mit dem letzten Segment in keinem Connex zu stehen. (Fig. 23 a). Nach der nächsten Häutung war das letzte Segment neugebildet. Der Darm verlief in der Mitte und endigte terminal. In das Segment traten bereits Tracheen hinein (Fig. 23 b). Ob sich das regenerierte Segment aus der oben erwähnten Zellenmasse gebildet hat oder nicht, vermag ich nicht zu beurteilen.

Ich nehme an, daß der den Darm umgebende Zellenkomplex demselben als Schutzeinrichtung solange dienen sollte, bis es möglich war, dem Darm seinen natürlichen Schutz zu geben. Als eine ebensolche Schutzvorrichtung betrachte ich auch die terminale Verdickung des regenerierten Darmes nach Amputation der beiden letzten Abdominalsegmente. In einem anderen Falle hatte sich nach Amputation des letzten Segments ein ballonförmiges durchsichtiges Regenerat gebildet, an dessen unterer Fläche die Faeces ausgestoßen wurden. Der Darm war noch nicht regeneriert. Ebenso fehlten noch die Tracheenzweige. Nach der nächsten Häutung war die normale Regeneration des Segments durch ein kegelförmiges Gebilde mit Darm und Tracheen bereits angebahnt.

Alle diese Erscheinungen stellen wohl eine Art provisorischer Gebilde dar, die wahrscheinlich die schwerer zu regenerierenden Segmente vorläufig ersetzen sollen, um dem Tiere als Schutzeinrichtungen für bestimmte Organe die Möglichkeit zum Weiterleben zu geben.

Die auf Grund meiner früheren Versuche ausgesprochene Vermutung, daß es sich bei der Regeneration der Segmente und ihrer Anhänge infolge des öfteren Ausbleibens des mittleren Schwanzfadens um eine atavistische Erscheinung, nämlich um das Hervortreten der Verwandtschaft mit den Perlidenlarven, die nur zwei Schwanzfäden besitzen, handeln könne, muß ich nach meinen neueren Beobachtungen fallen lassen. Wohl kam es hier und da noch vor, daß der mittlere Schwanzfaden zunächst ausblieb, aber noch öfter konnte ich die Tatsache konstatieren, daß grade der mittlere Schwanzfaden allein und in vielen Fällen besonders kräftig regeneriert war (Fig 24). Auch die Neubildung eines seitlichen Schwanzfadens ohne gleichzeitige Regeneration der beiden anderen gehörte nicht zu den Seltenheiten (Fig. 25). Erst im Verlauf einer oder mehrerer Häutungen bahnt sich die normale Regeneration der drei Schwanzfäden an.

Irgend ein Einfluß derartig schwerer operativer Eingriffe mit ihren nachfolgenden Regenerationserscheinungen wurde auf die unverletzten Körpersegmente der Larven oder deren Anhänge nicht ausgeübt.

Für den Ersatz nach diesen großen Verlusten werden zwar die Häutungen etwas verzögert, aber nicht allzu lange hinausgeschoben. Nach drei Häutungen war im allgemeinen eine Verzögerung von sechs bis acht Tagen zu konstatieren.

Ein Unterschied in Bezug auf die Entwickelungszeit der Regenerate im Sommer oder Winter besteht nicht.

Wenn man bedenkt wie schwer die Verluste nach derartigen Operationen waren, so muß man ohne weiteres zugeben, daß diese Tiere, die doch schon sehr hoch organisiert sind,

über ein außerordentlich großes Regenerationsvermögen verfügen müssen. Aehnliche Verletzungen kommen, wie es scheint, in der Natur bei diesen Tieren nicht vor.

## II. Autotomie und Regeneration bei Spinnen.

Es seien zunächst die früher erhaltenen Resultate vorausgeschickt: „Die Regeneration und Autotomie bei den Spinnen sind in einer eingehenden Untersuchung erst vor kurzem von P. Friedrich studiert worden, welche Arbeit im Hinblick auf bestimmte, noch zu berührende Punkte zu den hier mitzuteilenden Beobachtunngen Veranlassung gab. Es wurden sowohl Landspinnen wie Wasserspinnen untersucht, doch wurde der Schwerpunkt mehr auf das Verhalten der letzteren gelegt.

Die an Landspinnen erhaltenen Resultate stimmen im ganzen mit denen Friedrichs überein; es ist den Landspinnen infolge zweckmäßiger, anatomischer Anlagen in den Extremitäten die Möglichkeit gegeben, auf bestimmte Reize hin, diese im Trochanter zu autotomieren; es sind ferner alle Glieder der Extremitäten im Besitze großer Regenerationskraft, die sich am stärksten an der präformierten Autotomiestelle im Trochanter äußert. Die Versuche wurden noch in der Weise erweitert, daß ich mich näher mit Autotomie und Regeneration an regenerierten Extremitäten beschäftigte; es wurden für diese Untersuchungen alle Extremitäten herangezogen. Dabei trat die bemerkenswerte Erscheinung ein, daß das nach Abwurf der alten Chitinhaut nach außen getretene Regenerat, das sich äußerlich nur durch seine geringere Größe und hellere Farbe von der normalen Extremität unterscheidet, nicht sofort im Besitze der dieser zukommenden beiden Eigenschaften, der Autotomie und Regeneration ist. Alle Reize, die an normalen Extremitäten unbedingt sicher Autotomie bedingt hätten versagten vollends bei den eins bis vier Tage alten Regeneraten

— das Alter ist vom Tage der Häutung ab gerechnet, d. h. vom Erscheinen des Regenerates nach außen. — Wurden zwischen dem ersten bis vierten Tage nach Erscheinen der regenerierten Extremität Schnitte durch ihre einzelnen Glieder geführt, so blieb die Neubildung der verloren gegangenen Teile an der Operationsfläche, wo sie normaler Weise hätte erfolgen müssen, in der weitaus größten Zahl der Fälle aus. Es wurde vielmehr der bis zur Autotomiestelle restierende Stumpf bei der nächsten Häutung abgeworfen und das Regenerat erschien an der Autotomiestelle; es zeigte die normale Gliederung der Spinnen-Extremität. Es sind also nicht nur die von der Schnittfläche aus fehlenden Teile der Extremität, sondern auch die von der Operations- bis zur Autotomiestelle noch vorhanden gewesenen, neu gebildet worden. Das Verhalten der regenerierten Extremität in Bezug auf Autotomie und Regeneration glaube ich folgendermaßen erklären zu können:

Nach der Häutung hat das Regenerat noch nicht seine normale anatomische Beschaffenheit erlangt. Es sind zwar schon einzelne Organe der Extremität vorhanden, aber sie befinden sich noch in unfertigem Zustand, sodaß die Spinnen in der ersten Zeit des Erscheinens des Regenerates nicht einmal imstande sind, das Bein zum Gehen zu benutzen. Da nun die Autotomie einen Reflexakt darstellt, der an die anatomische Beschaffenheit der Extremität gebunden ist, so kann sie eben erst nach Verlauf mehrerer Tage, nachdem sich die hierfür in Betracht kommenden Organe, die Muskeln und Nerven, soweit ausgebildet haben, daß sie völlig funktionsfähig sind, wieder auftreten. Das Ausbleiben des Regenerates an der Schnittfläche führe ich auf die Tatsache zurück, daß das Gewebe in dem bis zur Autotomiestelle restierenden Stumpf schon einen Tag nach der Operation vollkommen degeneriert war und damit die Fähigkeit der Regeneration verloren hatte.

Während die von Friedrich und mir an Landspinnen ausgeführten gleichen Versuche im großen und ganzen übereinstimmende Resultate ergaben, so gelangte ich bei meinen Versuchen an Wasserspinnen zu wesentlich anderen Ergebnissen. Friedrich führt seine Versuche an Wasserspinnen mit vollkommen negativem Erfolge aus. Er stellt das Vorhandensein sowohl der Autotomie als der Regeneration bei Argyroneta aquatica in Abrede. Dieses Ergebnis verwertet er im Sinne der Weismannschen Theorie indem er ausführt, daß für die Landspinnen Autotomie und Regeneration zweckmässige, für die Selbsterhaltung notwendige Eigenschaften seien, um nicht im Kampfe mit ihren Verfolgern unterliegen zu müssen; daß aber Wasserspinnen, die von ihren Verfolgern, den Fischen, in toto verschluckt würden, einer solchen Ausrüstung nicht bedürfen. Hauptsächlich im Hinblick auf diese Ergebnisse Friedrichs unternahm ich meine eigenen Versuche über die Regeneration an Spinnen; da ich mir jedoch Wasserspinnen nicht sogleich verschaffen konnte, experimentierte ich, wie schon erwähnt, zunächst an Landspinnen.

Von Argyroneta aquatica wurden Tiere jeden Alters benutzt. Da die Spinnen zum großen Teile in kleinen Aquarien aus den Kokons gezogen wurden, konnten die Altersstadien durch die aufeinander folgenden Häutungen genau kontrolliert werden. Bei meinen Versuchstieren ließ sich sowohl Autotomie als Regeneration feststellen. Bei 69 von 122 Exemplaren erfolgte Autotomie, und zwar auf dieselben Reize, durch die sie auch bei Landspinnen künstlich ausgelöst wird. Sie trat ein teils nach Kneifen des Femurs und des proximalen Teiles der Tibia mit einer Pinzette und zwar dann, wenn die Spinne einen zweiten Stützpunkt an der Pinzette oder ihrer nächsten Umgebung gefunden hatte, teils erfolgte sie nach Verletzungen mit einer Nadel und nach Schnitten durch den Femur und den proximalen Teil der Tibia. Das Abwerfen erfolgte im

Trochanter an der entsprechenden Stelle, die Friedrich als präformierte Autotomiestelle bei Landspinnen bezeichnet. Autotomie nach Kneifen mit der Pinzette tritt nach einigen Sekunden bis zwei Minuten ein, je nachdem es der Spinne gelingt einen festen Stützpunkt mit ihren anderen Extremitäten zu erhaschen; nach Verletzungen mit der Nadel oder nach Schnitten erfolgte sie im allgemeinen nach acht bis zehn Stunden. In zwei Fällen wurde der bis zur Autotomiestelle restierende Stumpf erst nach fünf bis sechs Tagen abgeworfen. Das Gewebe darin war vollkommen degeneriert. Autotomie erzielte ich niemals bei jungen Tieren, die noch nicht die erste Häutung hinter sich hatten; sie gingen infolge des operativen Eingriffes stets zugrunde. Nach der ersten Häutung spielt das Alter für die Autotomie keine Rolle mehr. Sie erweist sich bei jüngeren und älteren Tieren gleich. Dagegen scheint nach meinen bisherigen Ergebnissen das erste Extremitätenpaar von der Autotomie besonders bevorzugt zu sein.

Auch in Bezug auf die Regeneration gelangte ich zu positiven Ergebnissen, die zum Teil mit denen übereinstimmen, die von Otto Weiss in einer kürzlich erschienenen Arbeit über „Autotomie und Regeneration bei Wasserspinnen (Argyroneta aquatica)" (Arch. f. Entwmech. Bd. 23 1907) mitgeteilt wurden. Ich darf erwähnen, daß meine eigenen Untersuchungen schon eine ziemliche Zeit vor dem Erscheinen dieser Arbeit in Angriff genommen und ohne ihre Kenntnis ausgeführt wurden. So wie O. Weiss konnte ich ebenfalls Regenerate in Form von Knospen und ausgebildeten Extremitäten beobachten. Jedoch kann nach O. Weiss eine Regeneration in Gestalt von gegliederten Extremitäten nur von der Gegend der Autotomiestelle, vom Trochanter-Coxalgelenk der hinteren Extremität aus stattfinden und auch in diesem Falle nur dann, wenn die Tiere aus ihrem natürlichen Medium, dem Wasser, entfernt und außerhalb desselben auf feuchtem Fließpapier gehalten wurden. Der

Aufenthalt im Wasser soll sogar die außerhalb desselben bereits in Entwickelung begriffenen Regenerate wieder unterdrücken.

Meine Versuchstiere hielt ich teilweise in Wasser, teilweise auf feuchtem Fließpapier in Wassergläsern. Leider war es mir nicht möglich, die außerhalb des Wassers gebildeten Regenerate bis zu ihrer vollkommenen Entwickelung zu beobachten, da die Versuchstiere vor der vierten d. h. der letzten Häutung, wahrscheinlich infolge der wenig natürlichen Existenzbedingungen zugrunde gingen. Es kam bei diesen Exemplaren nur immer zur Bildung von Knospen; dagegen blieben die in ihrem natürlichen Element sich aufhaltenden Tiere bis zur vierten Häutung am Leben und bildeten Regenerate in Form von gut gegliederten Extremitäten, nachdem sich schon nach der dritten Häutung an der Operations- oder Autotomiestelle Knospen, wie sie Otto Weiss darstellt, gezeigt hatten. Die Regeneration erfolgte nicht nur von der Autotomiestelle der vierten Extremität aus, sondern auch von anderen Teilen derselben, z. B. vom Femur aus. Auch ist nach meinen Versuchen die vordere Extremität sowohl von der Autotomiestelle als von andern Teilen, z. B. der Tibia aus, regenerationsfähig. Fig. 26 zeigt ein Regenerat der hinteren linken Extremität vom distalen Teil des Femurs aus. Vergleichshalber ist auch die rechte hintere Extremität gezeichnet. Der regenerierte Teil zeigt die normale Zahl der Glieder und ist von den natürlichen Extremitäten nur durch seine geringere Dicke, die verschiedene Länge der Glieder, sowie durch die hellere Farbe und das Fehlen der Endkrallen unterschieden.

Fig. 27 stellt ein Regenerat dar, das die von dem distalen Teil der Tibia ab verloren gegangenen Teile einer vorderen Extremität wieder ersetzt hat, und in Fig. 28 ist ein Regenerat zu sehen, das sich von der Autotomiestelle einer vorderen Extremität aus gebildet hat und ebenfalls aus der normalen Anzahl gut differenzierter Extremitäten-

glieder besteht. Die Regenerate sind einige Tage nach ihrem Erscheinen gezeichnet, nachdem sich schon eine starke Behaarung gebildet hat. Zur Zeit der Häutung war diese noch nicht wahrnehmbar.

Die Tiere, bei denen es zur Bildung von gegliederten Extremitäten kam, wurden im August nach ihrer zweiten Häutung operiert. Im September, nach etwa vier Wochen, erfolgte die dritte und im Dezember, nach mehr als drei Monaten, die vierte Häutung, während sie normaler Weise nach etwa vier Wochen hätte stattfinden müssen. Es waren also 60 Tage etwa nötig, um diese Regenerate zu bilden. Allerdings ist dabei zu bemerken, daß die Jahreszeit für diese Versuche wahrscheinlich eine nicht sehr günstige war.

Die Versuche an Argyroneta zeigen, daß die Wasserspinnen imstande sind, auch in ihrem natürlichen Lebenselement, im Wasser, die hintere und vordere Extremität sowohl von der Autotomiestelle im Trochanter, als auch von ihren einzelnen Gliedern aus zu regenerieren, und es ist anzunehmen, daß bei Fortsetzung dieser Versuche auch die übrigen Extremitäten der Wasserspinnen regenerationsfähig gefunden werden.

Anknüpfend an die Fähigkeit der Wasserspinnen, ihre Extremitäten zu autotomieren, habe ich die von mir über diesen Punkt gemachten Angaben in folgender Weise zu berichtigen. Ich erwähnte, daß das erste Extremitätenpaar von der Autotomie bevorzugt ist. Diese Erscheinung schien sich bei meinen jüngsten Versuchen vollkommen zu bestätigen. Bei 30 Wasserspinnen jeden Alters führte ich Schnitte durch den Femur der ersten und den der zweiten Extremität in ungefähr derselben Höhe aus. Es wurde der bis zur Autotomiestelle restierende Stumpf der ersten Extremität in dreizehn, der der zweiten in zwei Fällen abgeworfen. Ungefähr dasselbe Verhältnis ergab sich, wenn ich die Fähigkeit der Autotomie der dritten und vierten Extremität mit der der ersten in Vergleich zog. Zunächst

glaubte ich, daß diese Erscheinung nur eine Bestätigung der Ansicht Friedrichs sein könnte, wonach das erste Extremitätenpaar bei Landspinnen von der Regeneration und damit vielleicht auch von der Autotomie bevorzugt sei. Bei näherer Beobachtung konnte ich jedoch mit Bestimmheit feststellen, daß die Spinnen mit ihren Kauwerkzeugen den Stumpf der ersten Extremität solange bearbeiten, bis sich derselbe an der Autotomiestelle loslöste. Bei den Stümpfen der übrigen Extremitäten war diese Möglichkeit nicht gegeben, da dieselben nicht bis zum Kiefer heranreichten. Nach Aufstellung der Statistik aus meinen früheren Tagebüchern ergab sich dann auch, daß in den von mir erwähnten 69 Fällen von Autotomie folgende Verhältnisse bestehen: Bei 44 von 129 Exemplaren war Autotomie nach Schnitten durch den Femur und den proximalen Teil der Tibia erfolgt. Davon fallen 28 Fälle auf das erste Extremitätenpaar, die restierenden sechzehn auf sämtliche anderen Beine. Auf Druck waren 25 Extremitäten abgeworfen worden. Davon sind wieder 15 Fälle auf das vordere Paar zu setzen. In Berücksichtigung des Umstandes, daß wahrscheinlich die Fähigkeit der Autotomie des ersten Extremitätenpaars nicht größer ist als bei den anderen, daß sie nur in höherem Maße dort vorhanden zu sein scheint infolge der Tätigkeit der Kiefer, ist Autotomie daher nicht bei 69, sondern nur etwa bei 32 von 129 Exemplaren erfolgt. Sie tritt daher nicht in 50, sondern nur in etwa 25% der Fälle auf. Zu diesem Resultat bin ich auch bei meinen jüngsten Versuchen gekommen. Von 150 Wasserspinnen jeden Alters waren nur 34 imstande, eine oder mehrere Extremitäten zu autotomieren.

Auch bei meinen neuesten Versuchen über die Regeneration von Extremitäten bei Argyroneta aquatica kam es wieder zur Bildung von Knospen und gut gegliederten Regeneraten. Jedoch nur bei zwei Exemplaren war es mir möglich, mehr als eine Häutung zu beobachten. Bei dem

einen handelt es sich um den Ersatz eines in der Autotomiestelle der dritten Extremität abgeworfenen Beins. Im Juni 1908 wurde die Extremität auf Druck des Femurs und Trochanters autotomiert. Die nächste Häutung erfolgte anfangs August. Es waren alle Teile mit Ausnahme der Tarsuskrallen in verkleinertem Maße wieder ersetzt. Das Regenerat war gut gegliedert, hatte blaße Farbe und war spärlich behaart. Die nächste Häutung erfolgte Mitte November. Das Regenerat ist größer geworden und die Tarsuskrallen sind in Form von zwei ungegliederten winzigen Krallen angelegt. (Fig 29). Bald nach dieser Häutung ging das Tier zugrunde. Fig. 30b zeigt einen regenerierten Tarsus der linken zweiten Extremität nach der vierten Häutung. Der Tarsus ist bis auf die Krallen in seiner ganzen Länge entwickelt. An ihrer Stelle hat sich eine Chitinverdickung gebildet, die sich gegen den übrigen Teil des Tarsusgliedes scharf absetzt. Die obere Seite des Tarsus ist an einer Stelle etwas verdickt. Das Regenerat ist blaß und mit kleinen Härchen besetzt. Nach der ersten Häutung war als Ersatz für den amputierten Tarsus eine Regenerationsknospe erschienen (Fig. 30a). Fig. 31 stellt die Neubildung nach einem Schnitt durch den distalen Teil des Femurs der dritten Extremität dar. Es sind hier nach zwei Häutungen sämtliche fehlenden Extremitätenteile mit Ausnahme der Endkrallen angelegt.

Nur bei vier von 86 operierten Tieren ist es zur Bildung von guten Regeneraten der zweiten und dritten Extremität gekommen. Immerhin ist damit der Beweis geliefert, daß sämtliche Extremitäten von Argyroneta aquatica in allen ihren Teilen regenerationsfähig sind.

Wenn auch Autotomie und Regeneration bei Argyroneta aquatica vorkommt, so läßt sich nicht verkennen, daß sie doch im Verhältnis zu den bei Landspinnen vorhandenen beiden Eigenschaften nur wenig ausgebildet sind. In der Tat scheint diese Eigenschaft bei Wasserspinnen nicht die

gleich wichtige Rolle wie bei Landspinnen zu spielen, und insofern muß man Friedrich bis zu einem gewissen Grade Recht geben. Gewiß werden sie, wie Otto Weiss ausführt, im Kampfe mit Wasserskorpionen und anderen Feinden Extremitäten einbüßen, doch scheint dies nur in wenigen Fällen vorzukommen. So kamen mir früher von 80 Exemplaren nur drei zu Gesicht, im Laufe meiner neueren Beobachtungen von 150 Wasserspinnen nur zwei, die eine Extremität verloren hatten, während ich von Landspinnen kaum ein Drittel sah, das im Besitze sämtlicher Extremitäten war.

## Schlußbetrachtung:

Zum Schlusse möchte ich auf Grund meiner Untersuchungen folgende zwei Fragen erörtern: Sind Autotomie und Regeneration von Anfang an vorhandene Eigenschaften der lebendigen Materie oder sind sie erst im Laufe der Zeit in Anpassung an bestimmte Verhältnisse entwickelt worden? Ferner: Ist bei der Regeneration das Bestreben vorhanden, die verloren gegangenen Teile in atavistischer Form wieder zu ersetzen?

Daß ein solcher Rückschlag auf die Vorfahren stattfinden könne, schien durch die Beobachtungen Fritz Müllers bewiesen, daß nach Entfernung der langfingrigen Schere von Atyoida potimurin dieselbe durch eine kurzfingrige ersetzt wurde, wie sie bei der phylogenetisch älteren Gattung Caridina vorhanden ist. Die auf Grund solcher Beobachtungen von Fritz Müller aufgestellte Theorie von atavistischen Erscheinungen, die von Weismann später bestätigt und weiter ausgebaut wurde, schien besonders unterstützt zu werden durch Bordage, der die Regeneration eines tetrameren Tarsus nach der Entfernung eines pentameren bei Insekten für einen Rückschlag auf die phylogenetisch älteren tetrameren Apterygoten hielt und durch Barfurth. Barfurth erzielte nach Entfernung der vierfingrigen Extremität des Axolotl eine nach seiner Ansicht atavistische

fünffingrige. Jedoch sind neben dieser fünffingrigen von Barfurth selbst und von Byrnes auch zwei und dreifingrige, von Tornier solche mit sechs bis acht Fingern beschrieben worden. Diese Tatsachen sprechen gegen Atavismen. Sie schienen nur zu besagen, daß die Regenerate nicht in allen Fällen das normale Gebilde ersetzen, sondern abweichend davon manchmal als unvollkommener Ersatz erscheinen, daß es andererseits auch zu einer Ueberproduktion kommen kann. Diese Ansicht vertreten auch Schultz und P. Friedrich auf Grund ihrer Untersuchungen bei Spinnenfüßen. Schultz beobachtete, daß nach Regeneration die Extremitäten von Epeiriden die Endkrallen des Tarsus nicht immer in ihrer normalen Dreizahl auftreten, sondern daß die mittlere öfters fehle. Da nun die Lykosiden und Drassiden nur zwei Krallen normaler Weise besitzen, konnte man leicht von einem Rückschlag auf diese Formen schließen. Schultz selbst ist nicht dieser Ansicht. Das häufige Fehlen der dritten Kralle hält er vielmehr für einen Beweis der Schwankungen, Variationen und Unbeständigkeit bei der Regeneration. Nach den Untersuchungen Paul Friedrichs wird die mittlere Kralle bei Regeneration von Spinnenfüßen stets gebildet; die Zähne daran traten entweder in der normalen Zahl neun bis zwölf auf oder es waren weniger oder auch mehr Zähne an den regenerierten Endkrallen vorhanden. Er schließt sich nach seinen Resultaten der Ansicht von Schultz an und verneint bei Spinnen das Auftreten jedes Atavismus. Auch Brindley und Bateson, die nach Regenerationsversuchen an Blattiden statt des fünfgliedrigen Tarsus einen tetrameren erzielten, schließen trotzdem hieraus nicht auf eine atavistische Erscheinung, sondern glauben vielmehr, daß es sich nicht um das Fehlen eines Gliedes, sondern um die Verschmelzung zweier Glieder handelt.

Bei meinen Untersuchungen an Wasserspinnen waren die Endkrallen des Tarsus nur in zwei Fällen angelegt.

Bei einer Spinne war der dreikrallige Tarsus durch einen solchen mit zwei ungezähnten Krallen nach der zweiten Häutung ersetzt. Bei dem zweiten Exemplar hatte sich nach der vierten Häutung statt der Endkrallen eine starke Chitinverdickung am Ende des Tarsusglieds gebildet. Wollte man aus dieser Tatsache einen Schluß auf Atavismus ziehen, so müßte sich eine Spinnenart konstruieren lassen, der die Endkrallen vollkommen fehlen. In Wirklichkeit hat eine solche wohl nie existiert. Wenn es tatsächlich auch eine solche mit zwei Endkrallen giebt und nach Entfernung eines dreikralligen Tarsus die mittlere Kralle ausbleibt, so scheint mir doch noch keine atavistische Erscheinung vorzuliegen; viel wahrscheinlicher ist es, daß es in den beiden von mir erwähnten Fällen zu einer unvollkommenen Wiederherstellung entfernter Gebilde gekommen ist.

In meinem Bericht über die Segmentregeneration bei Ephemeridenlarven habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß es sich bei der Regeneration von nur zwei seitlichen Schwanzfäden und dem damit gleichzeitig verbundenen Ausbleiben des dritten mittleren um einen Rückschlag auf die den Ephemeriden nahe verwandten Perlidenlarven mit zwei Schwanzfäden handeln könne. Nach meinen neueren Untersuchungen über diesen Punkt muß ich diese Ansicht fallen lassen. Es wurden zwar noch die beiden seitlichen Schwanzfäden allein regeneriert, andererseits konnte aber auch der mittlere Schwanzfaden allein oder einer der beiden seitlichen oder auch ein seitlicher und ein mittlerer gebildet werden. Es handelt sich bei diesen Regenerationserscheinungen daher wohl nicht um ein bestimmtes, natürliches Prinzip, sondern um Zufälligkeiten. Ich muß daher auf Grund meiner Resultate erklären, daß sich weder an Wasserspinnen noch bei Chloeonlarven bei Regeneration bestimmter Teile atavistische Erscheinungen ergeben haben, und muß weiterhin auf Grund meiner Erfahrungen hierbei die Vermutung

aussprechen, daß sehr viele für Atavismen gehaltene Erscheinungen nach eingehender Prüfung auf anormale Regeneration zurückzuführen sind.

Es ist bereits von sehr vielen Autoren darauf hingewiesen worden, daß es für viele Tiere nur von Vorteil sein könne, wenn sie sich auf Kosten eines Körperteils ihren Feinden entziehen und so ihr Leben retten könnten. Es seien daher von der Natur Einrichtungen getroffen, die einen solchen Schutz gegen Feinde darstellen. Derartige Schutzmaßregeln sind bei einer Anzahl von Tieren in den für den Abwurf von Körperteilen besonders präformierten Bruchstellen vorhanden. Weismann vor allem hält diese Einrichtungen nicht für primäre Zweckmäßigkeiten, sondern für sekundäre Einrichtungen, die in Anpassung an ganz bestimmte Verhältnisse im Kampfe ums Dasein erworben worden sind, während nach Ansicht anderer Forscher, besonders Morgans, die Fähigkeit der Autotomie weder auf rein innere Ursachen zurückzuführen ist, in dem Sinne etwa, daß sie eine allgemeine Regulationsfähigkeit des lebenden Protoplasmas darstelle, noch auf rein äußere in dem Sinne, daß sie eine durch Vererbung fixierte Anpassungserscheinung auf zufälligen Verlust ist. Nach ihm bleibt nur noch eine einzige Möglichkeit, daß sie ein Resultat von beiden Faktoren zusammen ist. Nach Paul Friedrich handelt es sich bei der Autotomie von Spinnen um eine sekundäre Einrichtung, die im Kampf ums Dasein erworben sein muß, denn weder beim Abstreifen der Eihüllen, noch bei den Häutungen trat jemals Autotomie ein. Es müsse vielmehr die Autotomie sich im Kampfe ums Dasein herausgebildet haben, als es sich herausstellte daß die Spinnen mit ihren langen Beinen ihren Feinden gute Angriffspunkte boten. Dafür spreche auch der Umstand, daß die Spinnen grade auf mechanische Reize am besten autotomieren und er in der Natur etwa 70% gefunden habe, die nicht mehr im Besitze sämtlicher Extremitäten waren. Da nun bei Häutungen die Extremitäten nicht verloren

gehen, müßten dieselben wohl im Kampfe mit ihren Verfolgern autotomiert worden sein; die Wasserspinnen dagegen bedürften solcher Einrichtungen nicht, da sie von ihren Feinden nicht an ihren Extremitäten angegriffen, sondern von ihren Verfolgern, den Fischen, in toto verschluckt würden; es sei daher bei ihnen auch die den Landspinnen eigene anatomische Grundlage für die Autotomiefähigkeit nicht vorhanden, sondern nur angedeutet durch die analoge Anordnung der Muskeln, sowie die Verdickungsleiste im Trochanter an Stelle des weit vorspringenden Chitinfortsatzes. Dieser Auffassung möchte ich mich anschließen.

Die Chloeonlarven besitzen dieFähigkeit, ihre Extremitäten im Trochanter-Femuralgelenk auf mechanischen Reiz zu autotomieren. Während mir nur äußerst wenig Larven zu Gesicht kamen, die Verletzungen an den verschiedenen Teilen der Extremitäten aufwiesen, sah ich sehr viele, die nicht mehr im Besitze der distal von der Autotomiestelle gelegenen Extremitätenglieder waren. Bei jungen Tieren waren fast stets sämtliche Extremitäten vorhanden. Niemals gingen Beine während der Häutungen verloren, niemals büßten isoliert gehaltene Larven eine Extremität ein, während sie mit anderen Wassertieren zusammengebracht sehr oft einer oder auch mehrere Extremitäten verlustig gingen. Alle diese Beobachtungen scheinen mit großer Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, daß diese Larven die Fähigkeit der Autotomie im Kampfe ums Dasein erworben haben, um ihren Feinden entgehen zu können, daß sie daher nicht als eine primäre Zweckmäßigkeit, sondern als eine Anpassungserscheinung d. h. als eine sekundäre Einrichtung aufzufassen ist.

Die Behauptung Friedrichs, daß Wasserspinnen nicht die Fähigkeit der Autotomie besitzen, ist bereits von mir widerlegt worden. Aber grade die Art, wie sie in Verbindung mit den bei ihnen bestehenden anatomischen Verhältnissen auftritt, scheint mir dafür zusprechen, daß sie eine Anpassungserscheinung ist. Wahrscheinlich haben die Wasser-

spinnen vor großen Zeiträumen mit den ihnen nahe verwandten Landspinnen zusammen unter denselben äußeren Bedingungen gelebt und die analogen Einrichtungen besessen, aus irgend welchen Gründen haben sie ihre Umgebung geändert und sich derselben angepaßt. Da ihnen nun im Wasser die Fähigkeit zu autotomieren nicht mehr von Nutzen war und sie von deren Besitz keinen Gebrauch mehr machten, büßten sie dieselbe allmählich immer mehr ein, infolgedessen auch die hierfür vorhandene anatomische Grundlage im Laufe der Zeit eine starke Reduzierung erfuhre. Und grade die Andeutung der für die Autotomie notwendigen anatomischen Einrichtungen und das gleichzeitig sehr schwache Auftreten der Autotomie scheinen mir im Vergleiche zu denselben Verhätnissen bei Landspinnen dafür zu sprechen, daß sie einerseits diese Eigenschafte in starkem Maße besessen haben und andererseits, daß dieselbe in Anpassung an andere Verhältnisse allmählich abgenommen hat.

Während Weismann die Regenerationskraft nicht für eine primäre Eigenschaft des Protoplasmas, sondern für eine Anpassungserscheinung an besondere Lebensbedingungen hält, behaupten andere Autoren, vor allem Przibram und Morgan, daß Regenerationsfähigkeit und Verletzbarkeit eines Körperteils nicht in proportionalem Verhältnis stehen, sondern eine allgemeine Eigenschaft der Organismen sind.

Nach meinen Untersuchungen sind sämtliche Extremitätenteile bei Chloeonlarven regenerationsfähig. Am schnellsten und vollkommensten erfolgt die Regeneration an der Autotomiestelle, weniger gut an den distal davon, am langsamsten und unvollkommensten an den proximal davon gelegenen Teilen. Während die Extremitäten in der Natur weitaus am meisten an der Autotomiestelle verloren gehen, sind die distalen Teile in viel geringerem Maße, Coxa und Trochanter überhaupt kaum Verletzungen ausgesetzt. Verglichen mit der Regenerationskraft wird dieselbe also

stärker mit der größeren Verletzbarkeit des betreffenden Teils. Immerhin ist sie auch noch an Stellen vorhanden, die Verletzungen in der Natur überhaupt kaum ausgesetzt sind. Dasselbe Verhältnis besteht für die Antennen. Während der Geißelfaden sehr oft abgebrochen ist, finden in der Natur Verletzungen an den Basalgliedern wohl kaum statt. Die Regeneration der Geißel erfolgt sehr rasch, während nach künstlich gesetzten Verletzungen der Basalglieder viel mehr Zeit für einen vollständigen Ersatz notwendig ist. Immerhin ist auch hier noch die Regenerationsfähigkeit vorhanden.

Nach diesen Untersuchungen scheint mir die Theorie Morgans mit der Weismanns in Verbindung gebracht das Richtige zu treffen. Die Regenerationsfähigkeit ist eine den Organismen allgemein zukommende Eigenschaft, die aber in Anpassung an besondere Lebensbedingungen je nachdem in schwächerem oder verstärktem Maße auftreten kann.

## Zusammenfassung.

Die Chloeonlarven sind imstande, verletzte Antennen, Extremitäten, Kiemenblättchen, Schwanzfäden und die letzten Segmente mit ihren inneren Organen und Anhängen zu regenerieren.

Die Regeneration erfolgt unter der alten Chitinhaut und die Neubildungen kommen nach der nächsten Häutung zum Vorschein.

Junge Tiere regenerieren schneller und vollkommener als ältere.

Bei Entziehung jeglicher Nahrung nach operativen Eingriffen werden zwar noch Regenerate gebildet, aber nicht zur vollen Entwicklung gebracht.

Die Häutungen werden, je nachdem es im Interesse der Regeneration liegt, verzögert oder beschleunigt.

Die regenerierenden Körperanhänge wachsen nicht wie bei den übrigen Arthropoden, spiralig sondern fast gradlinig-

Die Neubildung der Körperanhänge erfolgt in jeder beliebigen Höhe derselben.

Selbst nach Totalexstirpation ist ein Ersatz möglich.

Die Antennen regenerieren am schnellsten nach Amputation der Geißel oder eines Teils derselben, langsamer erfolgt die Neubildung nach Verletzung an einem der beiden Basalglieder und am meisten Zeit gebrauchen die Tiere zum Ersatz einer ganzen Antenne nach Exstirpation. Die Neubildung der Antennenregenerate geht in der Weise vor sich, daß das durchschnittene Glied zum Spitzenglied mit den Tasthaaren sich auswächst und daß die übrigen Glieder am Grunde der Antennengeißel gebildet werden und hier eng aneinandergepreßt liegen.

Die Chloeonlarven sind imstande auf Druck des Femurs und des proximalen Teils der Tibia, in vereinzelten Fällen auch der noch distal davon gelegenen Teile, ohne vorher einen Stützpunkt zu erreichen, ihre Extremitäten im Trochanter-Femural-Gelenk zu autotomieren. An dieser Stelle überstehen sie den Verlust der Extremitäten am besten. Hier erfolgt auch am schnellsten und vollkommensten deren Ersatz. Langsamer vollzieht sich derselbe an den distal davon gelegenen Teilen, noch mehr Zeit gebrauchen sie, um vom Trochanter oder der Coxa aus zu regenerieren und am längsten dauert die Wiederherstellung der Extremität nach Totalexstirpation. Während nach Verletzungen der einzelnen Extremitätenglieder die Regenerate nicht allzu selten ohne jede Gelenkverbindung erscheinen, ist die neugebildete Extremität nach Autotomie stets gut gegliedert. Die Autotomiestelle wird von der Regeneration bevorzugt. Eine Abnahme der Regenerationskraft durch mehrfach wiederholtem Abwurf mit damit einhergehender Regeneration findet nicht statt.

Die regenerierten Extremitäten sind nicht sofort gebrauchsfähig, sondern erst nach eins bis zwei Tagen; auch sind sie erst nach dieser Zeit fähig, zu autotomieren.

In vereinzelten Fällen treten in der Umgebung des verletzten Teils Umformungserscheinungen auf.

In einem Falle wurde nach Verletzung der Tibia ein doppelter Tarsus regeneriert.

Die Extremitätenregenerate bauen sich aus dem in dem verletzten Teil in Zerfall geratenen Zellenmaterial, nach Autotomie aus dem degenerierenden Zellenkomplex des Trochanters auf.

Die Wundflächen nach Verletzungen werden durch gerinnende Blutflüssigkeit provisorisch, später durch einen Chitinpfropfen definitiv geschlossen. Dieser Verschluß genügt an der Autotomiestelle immer, da die hier gesetzten Wunden durch zweckmäßige Einrichtungen nur sehr klein sind. Bei nicht allzu ausgedehnten Verletzungen der distal von der Autotomiestelle gelegenen Extremitätenteile erfüllt diese Art von Wundverschluß meistens ihren Zweck: dagegen gehen nach Amputation der Extremitäten im Trochanter die Tiere häufig, sehr oft nach Verletzungen der Coxa und meistens nach Totalexstirpation zugrunde. Während weiterhin nach Amputation der Antennengeißel die Tiere nur sehr wenig Blut verlieren, ist nach Verletzung eines der beiden Basalglieder der Austritt des Blutes so reichlich, daß die Larven sehr oft und nach Exstirpation so stark, daß sie in den allermeisten Fällen zugrunde gehen.

Der Ersatz eines Schwanzfadens oder eines Teiles desselben erfolgt nach zwei, manchmal schon nach einer Häutung. Die Regeneration von drei Schwanzfäden vollzieht sich innerhalb drei bis vier Häutungen.

Die Neubildung der Tracheenkiemen geht innerhalb von im allgemeinen fünf Häutungen vor sich. Zunächst erscheinen einzelne kleine tracheenlose Blättchen. Nach der nächsten Häutung ist die paarige Anlage bereits angebahnt. Allmählich erhalten die Kiemenblättchen verästelte Tracheenzweige, werden größer, nehmen ihre normale

Gestalt an und sind nach der vierten bis fünften Häutung nicht mehr von den unverletzten Kiemenblättern zu unterscheiden.

Ein Einfluß von regenerierenden Kiemenblättchen auf die unverletzten derselben oder der Gegenseite ist nicht vorhanden.

Nach Entfernung mehrerer Kiemenblättchen mit ihrer nächsten Segmentumgebung tritt sowohl die Regeneration der Segmentteile als auch eines Teils der entfernten Blättchen ein. Ein Einfluß auf die unverletzten Kiemenblättchen war selbst nach derartig schweren Verlusten nicht vorhanden.

Dagegen machte sich ein solcher Einfluß bemerkbar nach Entfernung eines Schwanzfadens mit seiner Umgebung. Mit dem Erscheinen des Regenerats sind zuweilen die unverletzten Schwanzfäden auf seine Größe reduziert, teilweise sogar ganz verschwunden. Erst mit der folgenden Häutung tritt bei ihnen wieder ein dem Regenerat gleichwertiges Wachstum ein. Ebenso wurde ein in seiner ganzen Länge und Dicke nach der Entfernung des letzten Segments mit dessen Wiedererscheinen regenerierter mittlerer Schwanzfaden — die beiden seitlichen fehlen — nach der nächsten Häutung stark reduziert, dagegen hatten die beiden seitlichen Schwanzfäden nun ebenfalls seine Länge erreicht.

Die Chloeonlarven sind weiterhin fähig, das letzte, die beiden letzten und sogar die drei letzten Körpersegmente mit ihren inneren Organen, die beiden letzten selbst mit Schwanzfäden zu regenerieren.

Die Schwanzfäden sind nicht immer nach der ersten Häutung in der Dreizahl angelegt. Zuweilen erscheinen zunächst die beiden seitlichen, manchmal der mittlere, oft auch nur ein seitlicher Schwanzfaden. Erst allmählich bahnt sich der normale Ersatz an.

Die Segmente selbst sind nicht immer nach der ersten Häutung in ihrer normalen Anlage regeneriert. Oefter erscheinen zunächst die sogenannten Praeliminargebilde in Form einer Röhre oder einer ballon- oder trichterförmigen Gewebemasse oder eines Zellenkomplexes, der den regenerierten Darm allseitig umschließt oder schließlich auch als terminale Verdickung des neugebildeten Darmabschnittes. Oefter gehen in diese Gebilde Tracheen hinein, zuweilen fehlen sie auch. Mit der nächsten Häutung sind diese Gebilde immer verschwunden und die normale Regeneration setzt ein.

Argyroneta aquatica ist imstande sämtliche Extremitäten auf Schnitt und Druck des Femurs oder des proximalen Teils der Tibia zu autotomieren. Die Wasserspinnen besitzen diese Eigenschaft allerdings in einem viel schwächeren Maße als die ihnen nahe verwandten Landspinnen. Ferner ist ihnen auch die Möglichkeit gegeben, in einzelnen Fällen sowohl von den Autotomiestellen im Trochanter, als auch von allen übrigen Teilen der Extremitäten aus die verloren gegangenen Stücke zu regenerieren. Die Regenerate erscheinen meistens in Form von Knospen, aber auch von gegliederten Extremitäten. Sie gebrauchen für die Regeneration weitaus mehr Zeit als die Landspinnen.

## Literaturverzeichnis.

Barfurth D., 1.) Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile (Polydaktylie) bei den Amphibien (Arch. für Entmech. I (1894/95); 2. Zur Regeneration der Gewebe (Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. XXXVII).

Bateson W., Materials for the Study of Variation. London Macmillan 1894.

Bordage E., 1.) Phénomènes d' autotomie obs. chez les Phasmides apparten. au genres menandr. et Raphid. (Ann. mg. nat. hist. 1897).

2.) Sur la régéneration tétramérique du tarse des Phasmides (Ann. mg. nat. hist. 1897).

3.) Régéneration chez les Phasmides (Ann. Soc. Ent. France 1898) ;

4.) Sur les localisations des surfaces de régén. chez. les Phasmides (C. R. Soc. Biol. Paris 1898) ;

5.) Sur le mode probable de formation de la soudure Femorotrochant. chez les Arthrop. (C. R. Soc. Biol. Paris 1898);

6. Régénération des membres chez les Mantides et constance de la tétramérie etc. (Ann. mg. nat. hist. 1899);

7. Sur l' absence de régén. des membres postérieures et ses causes probables chez les Orthoptères sauteurs (Ann. mg. nat. hist. 1900);

8.) Régéneration tarsienne et régén. des deur pairs antér. chez les Orthop. sauteurs (Ann. mg. nat. hist. 1900) ;

9.) Sur le mode de croissance en spirale des appendices en voie de régén. chez les Arthrop. (Ann. mg. nat. hist. 1899);

10.) Sur un mode particulier de protection des appendices l. v. d. rég. etc. (Ann. mag. Nt. hist. 1900).

Brindley H. H., 1.) On the regeneration of Legs in the Blattidae (Proc. zool. Soc. of London 1897);

2.) On certain Characters of reproduced Appendages in Arthropoda, particularly in the Blattidae (Proc. zool. Soc. London 1898).

Byrnes E. F., On the Regeneration of Limbs in Frogs after the exstirpation of Limb Rudiments (Anat. Anz. 1899).

Child C. M. and Young A. N. Regeneration of the Appendages in Nymphs of the Agrionidae (Arch. f. Entwmech. Bd. XV 1903.)

Contjean Ch., Sur l' autotomie chez la Sauterelle et le Lezard (C. R. Ac. Soc. Paris 1890).

Degeer. Abhandlung zur Geschichte der Insekten (München-Raspe) 1779.

Dewitz H., Einige Beobachtungen, betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven (Zool. Anz. XIII 1890).

Emmel v. E. 1.) The regeneration of Lost Parts in the Lobster. Report. Comm. Inland Fisheries Rhode Island XXXV. 1904;

2.) The Relation of. Regen. to the Molting Process in the Lobster. Eb. XXXVI.

3) Torsion and other transitional Phenomena in the Regen. of the Cheliped of the Lobster (Homarus americanus) J. exp. zool. III.

4.) The Regen. of Two „Crusher Claws" following the Amputation of the Normal Asymetrial Chelae of the Lobster (Homarus americanus) (Arch. f. Entwmech. XXI. 1906);

5. A. study of the differentiation of tissues in the regenerating Crustacean limb. (Americ. Journ. Anatom. Vol. 10.)

Frédéricque L., Sur l' autotomie ou mutilation par voie reflexe comme moyen de defense chez les animaux (Arch. de zool. experim. 1883.)

2.) Les mutilations spontannées ou l' autotomie (Revue scientif III Paris 1891).

Friedrich, P., Regeneration und Autotomie bei Spinnen (Arch. f. Entwmech. Bd. XXII 1906.)

Godelman, R. Beitrag zur Kenntnis von Bazillus Rossii mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmassen. (Arch. f. Entwmech. Bd. XII 1901.

Heinecken, C. 1.) On the Reproduction of membres in Spiders and Insekts (Zool. Journ. 1829).

2.) Experiments and observations on the Casting off and Reproduction of the Legs in Crabs a. Spiders (Zool. J. 1829).

Henking. Biologische Beobachtungen an Phalangiden (Zool. Jahrb. Bd. III 1887).

Hübner, O. Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen (Zool. Jahrb. Abth. f. System. Bd. XI 1902).

Kammerer, P. Ueber Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwickelungsstadium und spezifischer Größe (Arch. f. Entwmech. Bd. XIX);

2.) Die Regeneration des Dipterenflügels beim Imago (Arch. f. Entwmech. 1907).

Korschelt, E. Regeneration und Transplantation 1907.

Lubbock, J. On the development of Chloeon (Ephemera) dimiatum (Trans. Linn. Soc. 1864).

Megusar, F. 1) Regeneration der Coleopteren (Arch. f. Entwmech. XXV 1907);

2) Regeneration der Fang-, Schreit- und Sprungbeine bei der Aufzucht von Orthopteren (Arch. f. Antom.) 29. Bd.)

Morgan, T. H. Further Experiments on the Regeneration of the Appendages of ths Hermit Crab (Anat. Anz. XVIII. 1899);

2.) Regeneration of the Appendages of the Hermit Crab and Cray Fish (Anat. Anz. XX. 1902.

Morgan-Moszkowsky. Regeneration 1907.

Ost, J. Ueber die Regeneration der Antenne bei Oniskus muriarius (Zool. Anz. Bd. XXIX).

Przibram, H. 1.) Regeneration bei niederen Crustaceen (Zool. Anz. 1896).

2.) Regeneration bei Crustaceen (Arbeiten d. zool. Instituts Wien Bd. XI);

3.) Experimentelle Studien über Regeneration (Biol. Zentralblatt Bd. XX 1900);

4.) Experimentelle Studien über Regen. (Arch. f. Entwmech. Bd. XI. 1901);

5.) Regeneration (Ergebnisse der Physiologie 1902);

6.) Experimental-Zoologie. Regen. 1909.

Reed, M. The Regeneration of the first leg of the Craifish (Arch. für Entwmech. Bd. XXVIII 1904).

Schröder, C. Illustrierte Zeitschrift für Entomologie (Bd. III 1898.).

Schull, Ch. A. Some abnormities and regeneration of pleiopods in Cambarus and other Decapods. Biol. Bull. Words Hole. 16.

Schultz. E. Ueber Regeneration von Spinnenfüßen (Trav. Soc. natural. Petersbourg 1898).

2.) Aus dem Gebiet der Regeneration (Zt. wiss. Zool. 1889);

3.) Ueber atavistische Regeneration bei Flußkrebsen (Arch. f. Entwmech. Bd. XX. 1906.)

Tornier, G. 1.) Bein- und Fühlerregenerate bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen (Zool. Anz. Bd. XXIV 1901)

2.) Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen (Ibid XXIV 1901).

Verhoff, C. Ueber Wundheilung bei Carabus (Zool. Anz. Bd. XIX 1896).

Volkmann. Ueber die Regeneration des quer gestreiften Muskelgewebes bei Menschen und Säugetieren. Experimentelle Untersuchungen Zieglers. Beiträge zur pathologischen Anatomie Bd. XXI 1892.

Wagner, v. F. La régénération des organes perdus chez les Araignées. Bull. de la Soc. Imp. des Natural de Moscou. Moscou. 1887);

2.) L'araignée aquatique. Son Industrie et sa vie (Bull. de la Soc. Imp. des Natural de Moscou. Moscou. 1900).

Werber, Is. Regeneration des exstirpierten Fühlers und Auges beim Mehlkäfer Tenebrio molitor (Arch. f. Entwmech. Bd. XIX 1905.)

Weismann, A. 1.) Keimplasmatheorie der Vererbung. Jena 1892.

2) Tatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration (Anat. Anz. Bd. XV 1899).

Weis, O. Regeneration und Autotomie bei der Wasserspinne (Argyroneta aquatica) (Arch. f. Entwmech. Bd. XXIII).

Werner, F. Selbstverstümmelung bei Heuschrecken (Zool. Anz. Bd. XV. 1892).

Wirèn. Ueber Selbstverstümmelung bei Carcinus maenas. Festschrift f. Lilljeborg, Upsala 1896).

Zeleny, Chr. 1) A case of Compensatory Regulation in the Regen. of Hydroides dianthus (Arch. f. Entwmech. XIII);

2.) Compensatory Regulation J. exp. Zool. II 1905);]

3.] Compensatory Regulation J. exp. Z. II 1905.

Zuelzer, M. Ueber den Einfluß der Regeneration auf die Wachstumgeschwindigkeit v. Asellus aquaticus (Arch. f. Entwmech. XXV 1907).

---

Vorstehende Arbeit führte ich auf Veranlassung von

Herrn Geh.

Regierungsrat Prof. Dr. E. Korschelt

aus, dem ich für die mir gewährte Unterstützung meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

# Lebenslauf.

Ich, Sally Oppenheim, bin am 15. April 1884 in Rhina im Kreise Hünfeld geboren. Von Herbst 1895 bis Ostern 1903 besuchte ich die städtische Oberrealschule zu Fulda und bestand die Reifeprüfung Ostern 1912 als Extraneer an der Oberrealschule zu Schmalkalden. Ostern 1903 bezog ich zwecks Studium der Zahnheilkunde die Universität Marburg und bestand nach 6 Studiensemestern, von denen ich 2 in Marburg, 2 in Berlin und 2 in Würzburg verbracht hatte, Ostern 1906 die zahnärztliche Prüfung an der Universität Würzburg. Von Herbst 1903 bis Ostern 1905 widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaft an der Universität Marburg und begann hier die vorstehende Dissertation anzufertigen, die ich nach meiner Niederlassung in Fulda vollendete. Ende des Sommersemesters 1912 bestand ich an der Universität zu Marburg das Examen rigorosum.

# Berichtigung:

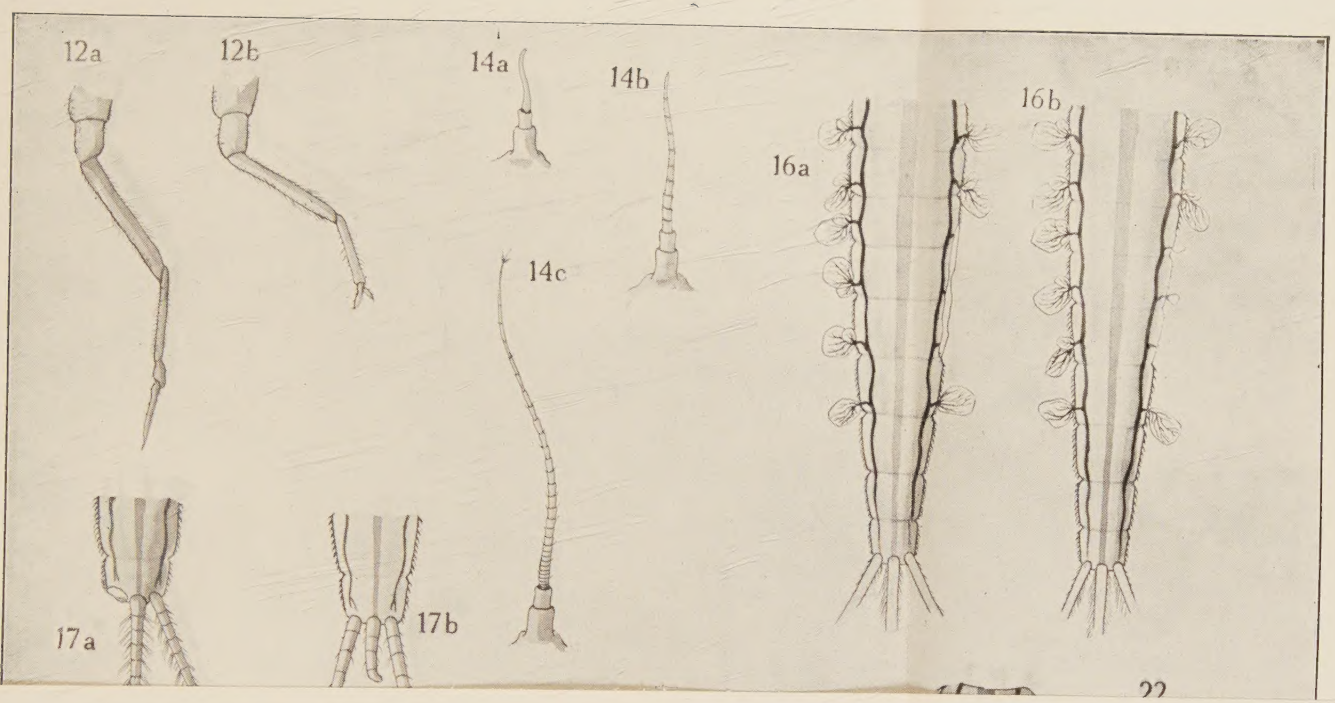
Figur 1 im Text bezeichnet das erste Bild auf Seite 2 der Tabelle links oben.

Figur 3a des Textes entspricht der Zeichnung 3c

„ 3c „ „ „ „ „ 3a

„ 12a „ „ „ „ „ 12b

„ 12b „ „ „ „ „ 12a


12a
12b
14a
14b
14c
16a
16b
17a
17b
22